



Universidad Autónoma de Madrid
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología

**Contribuciones al estudio de los tajinastes.
Biología reproductiva, morfología,
diversidad genética y estado de conservación
de algunos endemismos canarios
del género *Echium* L.**

Tesis presentada por Sara Mora Vicente
para optar al título de
Doctora en Ciencias Biológicas
bajo la dirección de
Juan Esteban Malo Arrázola
Tutor: Helios Sáinz Ollero

Noviembre, 2006

Agradecimientos

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento al Cabildo Insular de Gran Canaria, que financió este trabajo concediéndome una *Beca Especial de Investigación y Desarrollo en Temas de Interés para Canarias*, y al Jardín Botánico *Viera y Clavijo*, que contribuyó con los medios técnicos y humanos necesarios para llevarlo a cabo. Me siento profundamente agradecida a todos los miembros de esta institución, pero en especial a Julia Pérez de Paz y Rosa Febles Hernández, cuyo empeño ha sido fundamental para poder llevarlo a cabo.

Quiero dar las gracias, con mayúsculas, a Juan E. Malo Arrázola, que se atrevió y fue capaz de poner sensatez y orden en él, y a Helios Sáinz Ollero por su ayuda constante y sus buenos consejos. Sin vuestra confianza y apoyo no sé si habría podido con esto.

Quiero dar también las gracias a todas las personas que a lo largo de estos años me han ayudado de una manera u otra a seguir adelante con esta tesis. No voy a nombrarlas a todas porque, por suerte, son tantas que no cabrían en esta página. Sin embargo no puedo dejar de manifestar mi agradecimiento a Juli Caujapé Castells, David Bramwell, François Tapia, Ruth Jaén Molina, Santiago Rodríguez Feijoo, Teresa Mora Velasco, Vicente Guevara Ramírez, Juan Manuel Mora Velasco, Inmaculada Vicente Pavón, Ernesto Guevara Mora, Juan Manuel Mora Vicente, Blas Vilches, Pepe Cruz, Miguel Alemán, Bernardo Navarro, Santiago Castroviejo Bolívar, Javier Fuertes, Carlos Tabernero, Santiago Ortiz Porris, Sara Barceló Cordon, David Galicia Herbada, Ruth Sánchez de Dios, Ana Sánchez Álvarez, María José Albert, Isabel Corral, Manolo Palomino Galera, Blanca Rodríguez Velasco, Pilar Gómez Ramos, Magdalena Mora Tejado, Moises Soto, Óscar Saturno, Julio Álvarez y Mario Pesquero.

Esta tesis se la dedico a todos ellos y además:

a mi hermana Ester

a Lucía Guevara, una flor

a Chispa, que me sacaba a pasear

a Manoli, que sacaba a pasear a Chispa

a Consola. Siempre me acompañas pero te echo de menos

a Julia, porque te he vuelto a encontrar

a mis abuelos Juanma y Pío

a Peca, porque no te quiero olvidar

a Oswaldo Báez Acosta, por dar en el clavo

a Miguel, donde estés

a todos mis compañeros del Jardín Botánico *Viera y Clavijo*, con un abrazo muy especial para los jardineros que con tanto cariño me cuidaban a “las niñas”

y a todos mis amigos, porque sin vosotros ni esto ni nada tendría sentido

A Tere Mora

A mis padres

*Ah, how happy are we!
From human passions free*

("Ah, how happy are we"
The Indian Queen. Henry Purcell)

... o ¿quizá no?

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....17

Biología en islas ocenánicas	19
Genética de las poblaciones insulares y procesos evolutivos	22
Importancia de la conservación de las biotas insulares	22
Las Islas Canarias	23
Los tajinastes	24
Ámbito y objeto del presente trabajo	26

CAPÍTULO 2. METODOLOGÍA GENERAL. SELECCIÓN DE LAS POBLACIONES OBJETO DE ESTUDIO Y MÉTODOS NUMÉRICOS.....37

2.1. INTRODUCCIÓN	39
2.2. OBJETIVOS	40
2.3. MATERIAL Y MÉTODOS	40
Descripción del medio físico y natural de Gran Canaria	40
Selección y descripción de las poblaciones naturales, y contribuciones al estudio de la corología de los táxones	41
Descripción de los métodos numéricos	43
2.4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	43
2.4.1. CONDICIONANTES AMBIENTALES EN GRAN CANARIA	43
Biogeografía	43
Climatología	45
Geología y geomorfología	46
Edafología	48

Bioclimatología	48
Fitosociología	49
2.4.2. CONTRIBUCIONES A LA COROLOGÍA DE LOS TÁXONES NO AMENAZADOS	51
2.4.3. SELECCIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LAS POBLACIONES NATURALES	57
2.4.4. MÉTODOS NUMÉRICOS	60
Estudio estadístico descriptivo	60
Contraste de hipótesis	60
Estudios de correlación	61
Chitest	61
2.5. CONCLUSIONES	62

CAPÍTULO 3. ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LOS TÁXONES AMENAZADOS.....63

3.1. INTRODUCCIÓN	65
Base legal de la conservación de las especies vegetales en España y Canarias ..	65
Listas Rojas	67
Problemas para la conservación de las especies vegetales en las Canarias. El caso de los táxones objeto de estudio	67
3.2. OBJETIVOS	70
3.3. MATERIAL Y MÉTODOS	70
3.4. RESULTADOS	74
3.4.1. <i>E. CALLITHYRSUM</i>	74
Estudio corológico y censo de las poblaciones naturales	74
Caracterización ecológica del taxon	80
Factores de amenaza y estado de conservación de las poblaciones naturales ..	81
Medidas de conservación existentes	83

3.4.2. <i>E. ONOSMIFOLIUM</i> SSP. <i>SPECTABILE</i>	85
Estudio corológico y censo de las poblaciones naturales	85
Caracterización ecológica del taxon	87
Factores de amenaza y estado de conservación de las poblaciones naturales ..	88
Medidas de conservación existentes en la actualidad	90
3.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN. MEDIDAS DE CONSERVACIÓN A ADOPTAR	90
3.5.1. <i>E. CALLITHYRSUM</i>	90
Corología actual y potencial	90
Estado de conservación y grado de amenaza del taxon	90
Medidas de conservación que se recomienda adoptar	95
3.5.2. <i>E. ONOSMIFOLIUM</i> SSP. <i>SPECTABILE</i>	95
Corología actual y potencial	95
Estado de conservación y grado de amenaza del taxon	95
Medias de conservación que se recomienda adoptar	95
3.6. CONCLUSIONES	97
<i>E. callithyrsum</i>	97
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>	98

CAPÍTULO 4: BIOLOGÍA FLORAL.....103

4.1. INTRODUCCIÓN	105
4.2. OBJETIVOS	109
4.3. MATERIAL Y MÉTODOS	109
Consideraciones preliminares acerca de la flor de <i>Echium</i> y nomenclatura empleada	109
4.3.1. FENOLOGÍA INTRAFLOREAL	112
Consideraciones metodológicas preliminares	112

4.3.1.1. Análisis de las variaciones morfológicas, cromáticas y estructurales de la flor y definición de los estadios fenológicos de cada taxon	115
4.3.1.2. Comprobación de la existencia de dicogamia	124
Estudio de la fase masculina de la flor: inicio y madurez del androceo	124
Estudio de la fase femenina de la flor: inicio de la receptividad estigmática ..	125
4.3.1.3. Análisis de las recompensas florales	126
Oferta y producción de polen	126
Oferta y producción de néctar	129
4.3.2. ESTUDIO DE LOS PATRONES DE COLOR DE LA FLOR	130
4.3.3. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LOS TÁXONES	131
4.4. RESULTADOS	131
4.4.1. CUANTIFICACIÓN DE LA VARIABILIDAD DE LOS MARCADORES FENOLÓGICOS DURANTE EL CICLO DE LA FLOR.	131
4.4.1.1. Botón floral	131
Dehiscencia de las anteras	131
4.4.1.2. Flor	134
Periantio: la corola	134
Androceo	141
Gineceo	146
Caracteres florales de interés no cuantificados	150
Comprobación de la existencia de la dicogamia: inicio y duración de las fases masculina y femenina de la flor (<i>E. decaisnei</i>)	151
4.4.2. ANÁLISIS DE LAS RECOMPENSAS FLORALES	151
Polen	151
Néctar (<i>E. decaisnei</i>)	151
4.4.3. DESCRIPCIÓN DE LA FENOLOGÍA INTRAFLOREAL DE LAS ESPECIES	155
<i>E. decaisnei</i>	155
<i>E. callithyrsum</i>	160
<i>E. onosmifolium</i>	162

<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>	164
4.4.4. DESCRIPCIÓN DE LOS PATRONES DE COLOR DE LA FLOR	166
Patrones de color en la corola	167
Color en el androceo y gineceo	171
Patrones de color según táxones	171
4.4.5. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LOS TÁXONES	175
4.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN	176
4.5.1. ESTADÍOS FENOLÓGICOS	176
4.5.2 ESTEREOESTRUCTURA FLORAL	178
Estructura interna de la flor	178
Forma de presentación del polen	184
4.5.3. RECLAMOS Y RECOMPENSAS	185
4.5.3.1. Reclamos	185
Disposición de los lóbulos de la corola	186
Color floral	187
Contenido de polen de las anteras	189
4.5.3.2. Recompensas	189
a) El polen	189
b) El néctar	190
4.5.4. COMPROBACIÓN DE LA EXISTENCIA DE DICOGAMIA	193
4.5.5. SIGNIFICADO FUNCIONAL DE LOS CAMBIOS DE COLOR A LO LARGO DEL CICLO FLORAL EN <i>E. DECAISNEI</i>	195
4.5.6. SIGNIFICADO FUNCIONAL DE LA RETENCIÓN DE LAS COROLAS MARCHITAS	196
4.5.7. DISPERSIÓN	197
4.5.8. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LOS TÁXONES	198
4.6. CONCLUSIONES	199

CAPÍTULO 5: SISTEMAS DE CRUZAMIENTO.....203

5.1. INTRODUCCIÓN	205
Sistemas de cruzamiento	205
Depresión por endogamia	206
Mecanismos para evitar la auto-fertilización	207
Heterocromía floral	212
5.2. OBJETIVOS	214
5.3. MATERIAL Y MÉTODOS	214
5.3.1. ESTIMACIÓN DE LOS NIVELES RELATIVOS DE AUTO/ ALOGAMIA	214
Nivel relativo de auto/alogamia mediante el índice P:O	215
Nivel relativo de alogamia mediante el cálculo del índice OCI	215
5.3.2. GRADO DE AUTOCOMPATIBILIDAD: CRUZAMIENTOS ARTIFICIALES	217
Medida cuantitativa de la fecundidad	220
Medida cualitativa de la fecundidad	222
Ensayos de germinación en placa	223
Pruebas de supervivencia de las plántulas	224
Existencia de agamosperma	225
5.3.3. INCIDENCIA DE LOS HETEROMORFISMOS SEXUALES Y LA HETEROCROMÍA FLORAL EN LAS POBLACIONES NATURALES ..	225
5.4. RESULTADOS	227
5.4.1. ESTIMACIÓN DEL NIVEL RELATIVO DE AUTO/ ALOGAMIA	227
Nivel relativo de auto/alogamia mediante el índice P:O	227
Nivel relativo de alogamia mediante el índice OCI	228
5.4.2. GRADO DE AUTOCOMPATIBILIDAD: CRUZAMIENTOS ARTIFICIALES	230
Medida cuantitativa de la fecundidad: porcentaje de frutos por flor y de semillas por óvulo	230

Patrones de producción de núculas por flor y fruto	233
Existencia de agamospermia	236
Medida cualitativa de la fecundidad: peso fresco de las semillas	236
Germinación de las semillas	238
Supervivencia de las plántulas	238
5.4.3. INCIDENCIA DE LOS HETEROMORFISMOS SEXUALES Y DE LA HETEROCROMÍA FLORAL EN LAS POBLACIONES NATURALES ..	239
5.4.3.1. Incidencia del heteromorfismo sexual	239
5.4.3.2. Incidencia de la heterocromía floral	242
Tipo de color en la región apostapétala de la corola	242
Patrones de distribución del color en la región apostapétala de la corola ...	245
Color de los filamentos estaminales	248
Color del estilo	250
5.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN	251
Grado de autocompatibilidad y de auto/ alogamia	251
Mecanismos de promoción de la alogamia	260
Incidencia de la heterocromía floral inter- individual en las poblaciones naturales	263
Sistemas de cruzamiento y conservación de los táxones amenazados	264
5.6. CONCLUSIONES	265

CAPÍTULO 6. OFERTA FLORAL Y ÉXITO REPRODUCTIVO.....267

6.1. INTRODUCCIÓN	269
6.2. OBJETIVOS	273
6.3. MATERIAL Y MÉTODOS	273
6.3.1. OFERTA FLORAL Y ÉXITO REPRODUCTIVO PRE-EMERGENTE	275

Oferta floral y medida cuantitativa de fecundidad	275
Medida cualitativa de fecundidad: peso fresco de las semillas	280
6.3.2. ÉXITO REPRODUCTIVO POST-EMERGENTE	282
Germinación de las semillas	282
Supervivencia de las plántulas	283
6.4. RESULTADOS	283
6.4.1. TAMAÑO DE LOS INDIVIDUOS	283
6.4.1.a. Análisis por táxones	283
6.4.1.b. Análisis según heteromorfismos sexuales	284
6.4.2. TAMAÑO DE LAS INFLORESCENCIAS	286
6.4.2.a. Análisis por táxones	286
6.4.2.b. Análisis según heteromorfismos sexuales	286
6.4.3. DENSIDAD DE CINCIOS POR INFLORESCENCIA	288
6.4.3.a. Análisis por táxones	288
6.4.3.b. Análisis según heteromorfismos sexuales	288
6.4.4. OFERTA FLORAL DE LA INFLORESCENCIA	290
6.4.4.a. Análisis por táxones	290
6.4.4.b. Análisis según heteromorfismos sexuales (individuos hermafroditas y femeninos)	290
6.4.5. OFERTA FLORAL DEL INDIVIDUO	293
6.4.5.a. Análisis por táxones	293
6.4.5.b. Análisis según heteromorfismos sexuales	294
6.4.6. FECUNDIDAD RELATIVA	294
6.4.6.a. Análisis por táxones	295
6.4.6.b. Análisis según heteromorfismos sexuales	296
6.4.6.c. Patrones de producción de núculas por fruto	299
6.4.7. FECUNDIDAD TOTAL	299
6.4.7.a. Análisis por táxones	299
6.4.7.b. Análisis según heteromorfismos sexuales	301
6.4.8. PESO FRESCO DE LAS SEMILLAS	304

6.4.9. PRUEBAS DE GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS	304	6.5.2.1. Fecundidad relativa	319
6.4.9.a. Análisis por táxones (sólo muestras de la población general -PGRAL-)306		6.5.2.2. Efectos de la posición de las flores en la inflorescencia sobre la	
6.4.9.b. Análisis según formas sexuales	306	fecundidad relativa	323
6.4.10. CAPACIDAD DE SUPERVIVENCIA DE LAS PLÁNTULAS	306	6.5.2.3. Fecundidad total	329
6.4.10.a. Análisis por táxones (sólo muestras procedentes de la población general -		6.5.2.4. Peso fresco de las semillas	331
PGRAL-)	307	6.5.2.5. Capacidad de germinación de las semillas	331
6.4.10.b. Análisis según formas sexuales	308	6.5.2.6. Capacidad de supervivencia de las plántulas	331
6.4.11. ESTUDIO DE LAS RELACIONES QUE MANTIENEN LA FECUN-		6.5.2.7. Diferencias en el éxito reproductivo femenino alcanzado por los individ-	
DIDAD RELATIVA Y LA OFERTA FLORAL ENTRE SÍ, CON EL		uos hermafroditas y femeninos	331
TAMAÑO DE LOS INDIVIDUOS, Y CON EL TAMAÑO Y DENSIDAD		6.5.3. ÉXITO REPRODUCTIVO Y CONSERVACIÓN DE LOS TÁXONES	
DE LAS INFLORESCENCIAS	308	AMENAZADOS (<i>E. CALLITHYRSUM</i> Y <i>E. ONOSMIFOLIUM</i> SSP.	
6.4.11.1. Estudio de las relaciones entre la oferta floral y el tamaño de los		<i>SPECTABILE</i>)	332
individuos	308	6.6. CONCLUSIONES	333
6.4.11.2. Estudio de las relaciones que mantiene la fecundidad relativa con el			
tamaño de los individuos, el tamaño y densidad de las inflorescencias y la oferta			
floral	309		
6.4.12. EFECTOS DE LA POSICIÓN DE LAS FLORES EN LA INFLORES-			
CENCIA SOBRE LA FECUNDIDAD RELATIVA	310		
6.4.12.1. Efecto de la posición de los cincinos respecto al eje principal de la inflo-			
rescencia	310		
6.4.12.2. Efecto de la posición de las flores en el cincino	313		
6.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN	314		
6.5.1. OFERTA FLORAL	314		
6.5.1.1. Esfuerzo reproductivo por inflorescencia	315		
6.5.1.2. Esfuerzo reproductivo total	316		
6.5.1.3. Relaciones entre el tamaño de los individuos y su esfuerzo			
reproductivo	317		
6.5.1.4. Diferencias en la oferta floral entre individuos hermafroditas y			
femeninos	317		
6.5.2. ÉXITO REPRODUCTIVO	319		
		CAPÍTULO 7: MORFOLOGÍA.....	337
		7.1. INTRODUCCIÓN	339
		Principales caracteres morfológicos de los táxones del subgénero Fruticosa	
		(BRAMWELL, 1972a)	340
		Principales aspectos morfológicos de <i>E. decaisnei</i> , <i>E. callithyrsum</i> , <i>E. onosmifolium</i> y	
		<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i> : identificación de los caracteres diagnósticos y de los	
		problemas para su identificación	344
		7.2. OBJETIVOS	349
		7.3. MATERIAL Y MÉTODOS	350
		Muestreo de las poblaciones naturales y toma de datos biométricos	350
		Detección de los caracteres con valor diagnóstico	357
		Estudio morfológico comparado de <i>E. decaisnei</i> , <i>E. callithyrsum</i> , <i>E. onosmifolium</i> y <i>E.</i>	
		<i>onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>	357
		7.4. RESULTADOS	358

7.4.1. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES FLORALES EN LA FLOR HERMAFRODITA	358
7.4.1.1. Análisis de Componentes Principales	358
7.4.1.2. Estudio descriptivo de las variables con posible valor diagnóstico de la flor	361
7.4.2. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE LA INFLORESCENCIA ..	369
Análisis de Componentes Principales de los caracteres de la inflorescencia ..	369
Grado de alargamiento de las inflorescencias	372
7.4.3. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES FOLIARES	372
7.4.3.1. Análisis de Componentes Principales de la hoja	372
7.4.3.2. Estudio descriptivo de las variables con posible valor diagnóstico de la hoja	374
7.4.4. ANÁLISIS COMPARADO DE LOS CARACTERES DIAGNÓSTICOS DE LA FLOR Y LA HOJA ENTRE INDIVIDUOS HERMAFRODITAS Y FEMENINOS	377
7.4.4.1. Análisis comparado de la flor hermafrodita y pistilada	377
7.4.4.1. Análisis comparado de la hoja en individuos hermafroditas y femeninos	378
7.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN	378
7.5.1. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES FLORALES EN LA FLOR HERMAFRODITA	378
7.5.2. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE LA INFLORESCENCIA ..	386
7.5.3. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES FOLIARES	390
7.5.4. ESTUDIO COMPARADO DEL TAMAÑO DE LOS INDIVIDUOS	392
7.5.5. ESTUDIO MORFOLÓGICO COMPARADO DE LA FLOR Y LA HOJA ENTRE INDIVIDUOS HERMAFRODITAS Y FEMENINOS ...	393
Caracteres reproductivos de la flor	393
Caracteres reproductivos de la inflorescencia	394
Caracteres foliares	394

Diferencias en el tamaño de los individuos	394
7.6. CONCLUSIONES	394

CAPÍTULO 8. DIVERSIDAD ISOENZIMÁTICA.....401

8.1. INTRODUCCIÓN	403
8.2. OBJETIVOS	406
8.3. MATERIAL Y MÉTODOS	406
Material vegetal	406
Muestreo	406
8.4. RESULTADOS	411
Patrones electroforéticos	411
Niveles de variación genética	413
Correlación entre los niveles de diversidad genética y de diversidad de heteromorfismos sexuales y heterocromía floral	424
8.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN	425
Diversidad genética y sistemas de cruzamiento	425
Estructura genética poblacional	431
Implicaciones sistemáticas	432
Implicaciones en la conservación de los táxones amenazados	432
8.6. CONCLUSIONES	434

CAPÍTULO 9. CONCLUSIONES GENERALES.....437

BIBLIOGRAFÍA.....453

ANEXOS.....481

ANEXO I483

ANEXO II507

ANEXO III525

ANEXO IV533

ANEXO V543

ANEXO VI555

ANEXO VII573

Introducción general

Capítulo 1



“Oceanic islands are natural laboratories for the study of plant evolution. Because of their small size and well- circumscribed ecological systems, islands can often show more precisely the results of evolutionary phenomena, specially through studies of endemic taxa” (STUESSY et al., 1998).

*A Manolo Palomino e Isabel Corral,
por ayudarme a encontrar mis propios paisajes*

A lo largo de los próximos capítulos desarrollaremos el resultado de un trabajo que está centrado en el estudio de algunos de los endemismos canarios del género *Echium*, y cuyo objetivo es el de contribuir al conocimiento de su biología y, a través de él, aportar herramientas útiles y adecuadas para su conservación.

Por extensión esperamos que este esfuerzo sirva para mejorar el conocimiento que tenemos de la biología de los endemismos insulares y de los factores que amenazan su supervivencia. También esperamos que nuestro trabajo pueda servir como de fuente de información en la que personas como gestores y técnicos, o cualquiera que esté interesada, puedan documentarse, basarse o inspirarse, para desarrollar los criterios y estrategias más adecuados que garanticen su conservación.

Biología en islas oceánicas

Uno de los tópicos más extendidos con respecto al estudio de la biología en islas es que éstas son auténticos “laboratorios naturales” para el estudio de la evolución. Ello es así porque son más pequeños y simples que los ecosistemas continentales, pero también porque presentan una serie de características propias que los diferencian de estos últimos y que hacen de ellas un entorno ideal para investigar diversas cuestiones relativa a la biología evolutiva de las especies (BARRETT, 1998). Entre ellas cabe destacar sus biotas únicas de carácter disarmonico, su aislamiento genético, el importante papel que desempeñan las fuerzas estocásticas (efectos fundadores/ deriva genética) en su evolución, así como el hecho de que sus hábitats normalmente se encuentran insaturados, sus comunidades en desequilibrio y sus ecosistemas son vulnerables y fácilmente perturbables, más cuanto menor sea su tamaño y más aislados se encuentren (EHRENDORFER, 1979; CRAWFORD et al., 1987; BARRETT, 1998; TRA-

VESET, 2001; FERNÁNDEZ- PALACIOS, 2004; MARRERO RODRÍGUEZ, 2004).

La composición y evolución de la biota insular está muy influenciada por su historia geológica. Las Islas Canarias conforman uno de los mayores archipiélagos de islas oceánicas del mundo (SCHIMCKE, 1976). Este tipo de islas se caracterizan por tener naturaleza volcánica, un período de vida de entre diez y veinte millones de años, un tamaño pequeño, un gran aislamiento, y un alto grado de fragmentación, relictualismo y endemidad (FERNÁNDEZ- PALACIOS, 2004). En este sentido, las Islas Canarias suponen una excepción en el conjunto de archipiélagos oceánicos por su cercanía al continente (96 Km). Como veremos, este hecho tiene importantes consecuencias sobre las características de su biota.

El carácter disarmónico que caracteriza a las biotas insulares se debe a la desigual capacidad que tienen los distintos organismos para llegar a las islas y establecerse en ellas, así como a los procesos evolutivos que tienen lugar posteriormente (CARLQUIST, 1974; EHRENDORFER, 1979; BRAMWELL, 1986; GRANT, 1998). En este sentido, son tres las etapas claves a considerar en los estudios de plantas en islas oceánicas: 1. la migración a larga distancia; 2. el establecimiento de las poblaciones fundadoras; y 3. la evolución insular de los sistemas de cruzamiento y polinización, y de la biología floral. Vamos a comentarlos brevemente.

- *Migración a larga distancia.* La necesaria migración que han de realizar los colonizadores hasta llegar a las islas actúa como un importante filtro de selección de aquellos táxones mejor adaptados para la dispersión a larga distancia. Ello explica que uno de los principales factores causantes de la disarmonía entre las floras insulares y continentales sea la sobre-representación que existe en las primeras de táxones adaptados para la dispersión a larga distancia y, en concreto, de especies hidrócoras, anémócoras y ornitócoras (EHRENDORFER,

1979; BAWA, 1980; BRAMWELL, 1986; SAKAI *et al.*, 1995b; BERNARDELLO *et al.*, 2001; MORICI, 2004).

- *Establecimiento de las poblaciones fundadoras.* La Ley de Baker (BAKER, 1955) establece que las especies auto-compatibles y hermafroditas están mejor preadaptadas para su establecimiento en islas oceánicas, debido a que un único individuo puede iniciar por sí mismo una colonia reproductiva. Este principio se ha visto apoyado por numerosos estudios que atestiguan que en islas oceánicas la proporción de táxones con sistemas de auto-incompatibilidad es mucho menor que en sus respectivas áreas continentales (INOUE *et al.*, 1996; BARRETT, 1998; BERNANDELLO, 2001; TRAVESET, 2001). Sin embargo, también existen múltiples ejemplos de establecimiento de táxones dioicos en islas (BAWA, 1980; LLOYD, 1985; SAKAI *et al.*, 1995a y b). Y es que hay que considerar que el éxito en el establecimiento de las poblaciones depende no sólo de factores biológicos, sino también de diversos condicionantes ecológicos, como por ejemplo la existencia de hábitats y recursos suficientes, la capacidad competitiva de los colonizadores o, como veremos seguidamente, de la disponibilidad de polinizadores (FERNÁNDEZ- PALACIOS, 2004).

Efectivamente, al igual que sucede con las especies vegetales, también las poblaciones insulares de animales son disarmónicas con respecto a las del continente. En general, las islas oceánicas se caracterizan por tener una riqueza faunística considerablemente menor que la que existe en sus respectivas áreas continentales (MACARTHUR & WILSON, 1967). Este hecho se traduce en una escasez e incluso con frecuencia en una ausencia de determinados polinizadores. Por ello, las especies vegetales de polinización más generalista, las anemófilas, las auto-compatibles y las autógamas, aquellas que poseen capacidad de reproducción asexual, así como las especies perennes, cuentan con ventajas a la hora de establecerse en las islas (EHRENDORFER, 1979; LLOYD, 1985; SAKAI *et al.*, 1995b; INOUE *et al.*, 1996; BARRETT, 1998; TRAVESET, 2001).

- *Evolución insular de los sistemas de polinización y de la biología floral.* Otra de las consecuencias de la escasez de polinizadores es que éstos suelen hacerse más generalistas: al existir un menor número de especies distintas la competencia interespecífica se ve reducida, pero en cambio se produce un incremento de la competencia intraespecífica (OLENSEN & VALIDO, 2004). Este proceso, conocido como “Ley de compensación de densidades”, tiene como consecuencia la ampliación del espectro de especies que visita cada tipo de polinizador. Esto a su vez supone un importante obstáculo tanto para el establecimiento con éxito de especies de polinización muy especializada, como para la evolución de interacciones planta-polinizador especializadas (ver referencias en TRAVESET, 2001). Ello explica porqué uno de los principales factores de disarmonía de los biotas insulares es la baja representación que tienen en ellos las flores de colores brillantes, tubulares, zigomórficas, cuya polinización suele ser bastante especializada, mientras que existe una representación desproporcionada de flores pequeñas, de colores poco llamativos, con corolas de tipo pateliforme y polinización más generalista (CARLQUIST, 1974; SAKAI *et al.*, 1995b; BERNANDELLO, 2001).

- *Evolución insular de los sistemas de cruzamiento.* Una vez establecidas, las poblaciones insulares comienzan su expansión geográfica y con ella la colonización de nuevos nichos ecológicos. También en este proceso uno de los elementos clave vuelve a ser la escasez de polinizadores. Efectivamente, son muchos los casos que ilustran una evolución insular hacia la fecundación autógama (sin necesidad de vectores), por ejemplo mediante la reducción del tamaño floral, la pérdida de adaptaciones promotoras de alogamia, la ruptura de sistemas de autoincompatibilidad, el cambio de la naturaleza diclínica de las especies por el hermafroditismo, o la adquisición de caracteres anemófilos (INOUE *et al.*, 1996; ver referencias en TRAVESET, 2001 y PÉREZ DE PAZ, 2002).

En relación con los sistemas de cruzamiento, los estudios realizados en floras insulares se han centrado en dos cuestiones básicas (BARRETT, 1998): las

fuerzas evolutivas responsables de la diferente tasa de auto/ alo fertilización en las poblaciones y la selección de sexos combinados *versus* separados. Tanto por su pequeño tamaño como, en muchos casos, por su carácter autocompatible, las poblaciones fundadoras suelen presentar un alto grado de endogamia y, por lo tanto, unos niveles elevados de homocigosidad (BARRETT & KOHN, 1991; ELLSTRAND & ELLAM, 1993). Una de las ventajas de los sistemas de cruzamiento predominantemente autógamos (*sensu lato*), es que permiten el afloramiento de alelos desfavorables en homocigosis y, por lo tanto, su purga, pudiendo favorecer con ello la disminución de los niveles de depresión por endogamia (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1978). Sin embargo, un requisito previo para que tengan lugar procesos de diversificación es que exista una cierta variabilidad genética, es decir, es preciso que las plantas *escapen de la homocigosidad*.

A lo largo de la historia evolutiva de las islas oceánicas, ello se ha conseguido por distintos caminos, entre los que destacan diferentes sistemas de promoción de la alogamia (p.e. adquisición de polinización anemófila; desarrollo de formas diclínicas -especialmente formas dióicas y ginodioícas-; aparición de diversos caracteres florales como la hercogamia y la dicogamia; etc..., DARWIN, 1876, 1877; EHRENDORFER, 1979; WYATT, 1983; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; SNOW *et al.*, 1996; BARRETT, 1998) y procesos de hibridación y recombinación entre biotipos genéticamente diferentes (CRAWFORD *et al.*, 2001). En este sentido es preciso señalar que, de acuerdo con TRAVESET (2001), antes de abordar el significado adaptativo de la xenogamia en táxones insulares, “es necesario confirmar que una mayor variación genética supone un beneficio para la planta y considerar que cambios en caracteres reproductivos pueden estar seleccionados para aumentar la fitness de la planta a través de la función masculina, por ejemplo, y no necesariamente para incrementar los niveles de xenogamia”.

Genética de las poblaciones insulares y procesos evolutivos

Los patrones de variación genética de los táxones insulares están fuertemente determinados por fuerzas estocásticas, no sólo en lo que respecta a los niveles de diversidad genética sino también en la manera en que ésta se estructura en las poblaciones (BARRETT, 1998). De acuerdo con las predicciones teóricas y las evidencias empíricas, las poblaciones insulares suelen tener una menor diversidad y una mayor diferenciación genética que las continentales (FRANKHAM, 1997). Ello se debe principalmente a los inevitables cuellos de botella asociados con la colonización, así como a los posteriores procesos de deriva genética y aumento de la endogamia que ellos conllevan, reforzados por el el escaso flujo génico que normalmente existe entre las poblaciones insulares y las del continente (SLATKIN, 1985 y 1987; HAMRICK, 1989; BARRETT & KOHN, 1991; DEJOOODE & WENDEL, 1992; ELLSTRAND & ELLAM, 1993; FRANKHAM, 1998). Estos procesos son hasta tal punto importantes que se considera que algunas de las diferenciaciones morfológicas más llamativas de los táxones insulares que han experimentado radiación adaptativa, pueden ser resultado de procesos estocásticos que tuvieron lugar durante el efecto fundador y a lo largo de los períodos en los que el tamaño poblacional era pequeño, más que una consecuencia de la selección natural (BARRETT, 1998).

El conjunto de las variaciones genéticas que experimentan los táxones durante su evolución insular con frecuencia desembocan en la generación de nuevas especies. Se han definido dos grandes tipos de especiación: *alopátrica* y *simpátrica*. En el primer caso la especiación se produce tras la aparición de barreras geográficas entre los miembros de una población original, que impiden el flujo génico entre ellos. En ocasiones sucede que dicha barrera surge naturalmente (p.e. el caso de las poblaciones situadas en los extremos de la distribución de un taxon tras extinguirse las poblaciones intermedias), y en este caso se habla de especiación alopátrica por vicarianza. En otros casos dicha barrera aparece porque tiene lugar un evento fundador. La especiación simpátrica es

aquella que se produce en el seno de la población original, sin necesidad de aislamiento geográfico (p.e. por la aparición de poliploides). Pero sea cual sea el camino, el resultado es que a partir de un ancestro común se forman nuevas especies capaces de explotar diferentes ambientes o recursos. Este fenómeno se conoce con el nombre de *radiación adaptativa* (BRAMWELL, 1972c; CRAWFORD *et al.*, 1987; FERNÁNDEZ- PALACIOS, 2004; MARRERO RODRÍGUEZ, 2004).

Importancia de la conservación de las biotas insulares

Como resultado de todo lo expuesto, los ecosistemas insulares se caracterizan por poseer una biota única, muy rica, y con un elevado grado de endemidad (CRONK, 1997; STUESSY *et al.*, 1998; FERNÁNDEZ- PALACIOS, 2004; MORICI, 2004). En ocasiones se trata de especies o comunidades relicticas que sobrevivieron en las islas tras su desaparición en el continente (*paleoendemismos*). En la mayoría de los casos su extinción continental sucedió como consecuencia de cambios climáticos. El efecto atemperador que ejerce el océano en las islas permitió que muchas de estas especies/ comunidades encontraran un refugio en ellas (p.e. la laurisilva canaria), donde han sobrevivido hasta nuestros días. En otros casos los endemismos no tienen carácter relictual sino que son el resultado de la evolución insular de los diferentes táxones (*neoendemismos/ epibiontes activos*) (BRAMWELL, 1972c y 1976).

En las Islas Canarias, la tasa de endemidad se estima que está entorno al 44%. Este valor, de por sí muy elevado, puede resultar pequeño comparado con el de archipiélagos como Hawai (92%), pero se encuentra a un nivel incluso algo superior al de archipiélagos oceánicos tan conocidos como el de las Islas Galápagos (41%) (ver referencias en FERNÁNDEZ- PALACIOS, 2004). La predominancia de formas leñosas entre la flora endémica, sus niveles extrema-

damente bajos de poliploidía, la posición taxonómicamente aislada de muchos de los táxones endémicos, la distribución disyunta de varios de ellos y la evidencia fósil, son motivos por los que se considera que la mayor parte de los endemismos canarios son paleoendemismos o táxones derivados de ellos (BRAMWELL, 1972c, 1976 y 1986; MARRERO RODRÍGUEZ, 2004).

Uno de los principales problemas de los biotas insulares es que muchas de sus características intrínsecas (pérdida de variabilidad genética, pequeño tamaño poblacional, etc...) los hace especialmente vulnerables a la extinción (CRONK, 1997; FRANKHAM, 1997; FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2004; MARRERO RODRÍGUEZ, 2004). Pero además, también existen causas extrínsecas que aceleran este proceso. Entre ellas resultan especialmente graves los procesos de fragmentación y reducción de su hábitat, que en la mayoría de los casos están ocasionados por la explotación intensiva y, en muchos casos indiscriminada que hace el hombre de ellos, y los problemas derivados de la introducción de especies exóticas (CARLQUIST, 1998; STUESSY *et al.*, 1998; CUNNINGHAM, 2000; BERNARDELLO *et al.*, 2001; FERNÁNDEZ-PALACIOS, 2004; MERRETT *et al.*, 2002; TRAVESET, 2002; BERNARDELLO *et al.*, 2004; DELGADO *et al.*, 2004; DUPONT *et al.*, 2004b; HUME, 2004; MORICI, 2004; TRAVESET & SANTAMARÍA, 2004; MARRERO *et al.*, 2005).

Esta situación es especialmente grave porque las islas constituyen una buena parte de los denominados *puntos calientes* de la biodiversidad (MÉDAIL & QUÉZEL, 1999; MYERS *et al.*, 2000; PIMM & RAVENS, 2000). Según MYERS *et al.* (2000), el 44% de todas las especies de plantas vasculares se encuentran distribuidas en un conjunto de 25 puntos calientes, que en total ocupan el 1,4% de la superficie de la tierra. De estos 25 puntos, nueve están constituidos principal o totalmente por islas. Uno de ellos es el formado por la Cuenca del Mediterráneo- Macaronesia. Dentro de él MÉDAIL & QUÉZEL (1997) definieron a su vez diez puntos calientes de menor entidad, que en con-

junto suponen entorno al 22% de su superficie total pero que contienen el 44% de todos sus endemismos. Uno de estos puntos son las Islas Canarias. Además, de acuerdo con MACHADO (2002), por la densidad de endemismos que poseen, estas islas deberían tener la categoría de *minihotspot* acuñada por *Conservation International*.

Según BRAMWELL (2002) actualmente existen entre 50.000 y 52.000 endemismos insulares en el mundo, lo que supone el 12% de la flora del planeta. De ellos, aproximadamente 20.000 (38- 40%) se encuentran amenazados. Según el mismo autor, esta cifra supone el 21% del total de las especies amenazadas en el mundo (unas 94.400). Es más, se calcula que en los últimos 400 años el 80% de las extinciones conocidas han sido especies insulares (PRIMAC & ROS, 2002). A pesar del enorme valor que tienen los biotas insulares y del grave estado de amenaza en que se encuentran, existe un desconocimiento casi total de los sistemas reproductivos de la inmensa mayoría de las especies, así como de la diversidad y estructura genética de sus poblaciones. Se trata de una información que es vital a la hora de establecer medidas adecuadas para su conservación, por lo que se considera que este tipo de estudios son prioritarios y urgentes (HAMRICK *et al.*, 1991; KARRON, 1987; BARRETT & KOHN, 1991; HOLSINGER, 1991; CRONK, 1997; CARLQUIST, 1998; STUESSY *et al.*, 1998; BERNARDELLO *et al.*, 2001 y 2004; QUILICHINI *et al.*, 2001; TRAVESET, 2001; PÉREZ DE PAZ, 2002).

Las Islas Canarias

Las Islas Canarias se caracterizan por tener una elevada riqueza florística, que se estima en unos 2.108 táxones (MARRERO *et al.*, 2005). De ellos, aproximadamente el 22% están amenazados (VV.AA., 2000; BAÑARES *et al.*, 2004). Entre los principales factores de amenaza hay que destacar la intensa explota-

ción a que está sometido este territorio y la introducción de especies exóticas (FERNÁNDEZ PALACIOS & DIAS, 2000; GARCÍA CASANOVA *et al.*, 2002; VV.AA., 2000; BAÑARES *et al.*, 2004; MARRERO *et al.*, 2005).

El alto grado de riqueza y endemidad (ver más arriba) de estas islas se debe a tres motivos fundamentales: 1. la amplia gama de hábitats y microclimas de que disponen; 2. su papel como área refugio de táxones continentales; 3. su cercanía al continente africano. A continuación se examinarán brevemente.

Efectivamente, en estas islas la confluencia de unas variadas condiciones climáticas y geológicas con una orografía muy accidentada han creado una gran variedad de hábitats y microclimas, desde acantilados costeros hasta zonas de alta montaña, pasando por bosques de tipo mediterráneo, monte verde y pinar, que han favorecido el establecimiento y la evolución de un alto número de especies (HUMPHRIES, 1979).

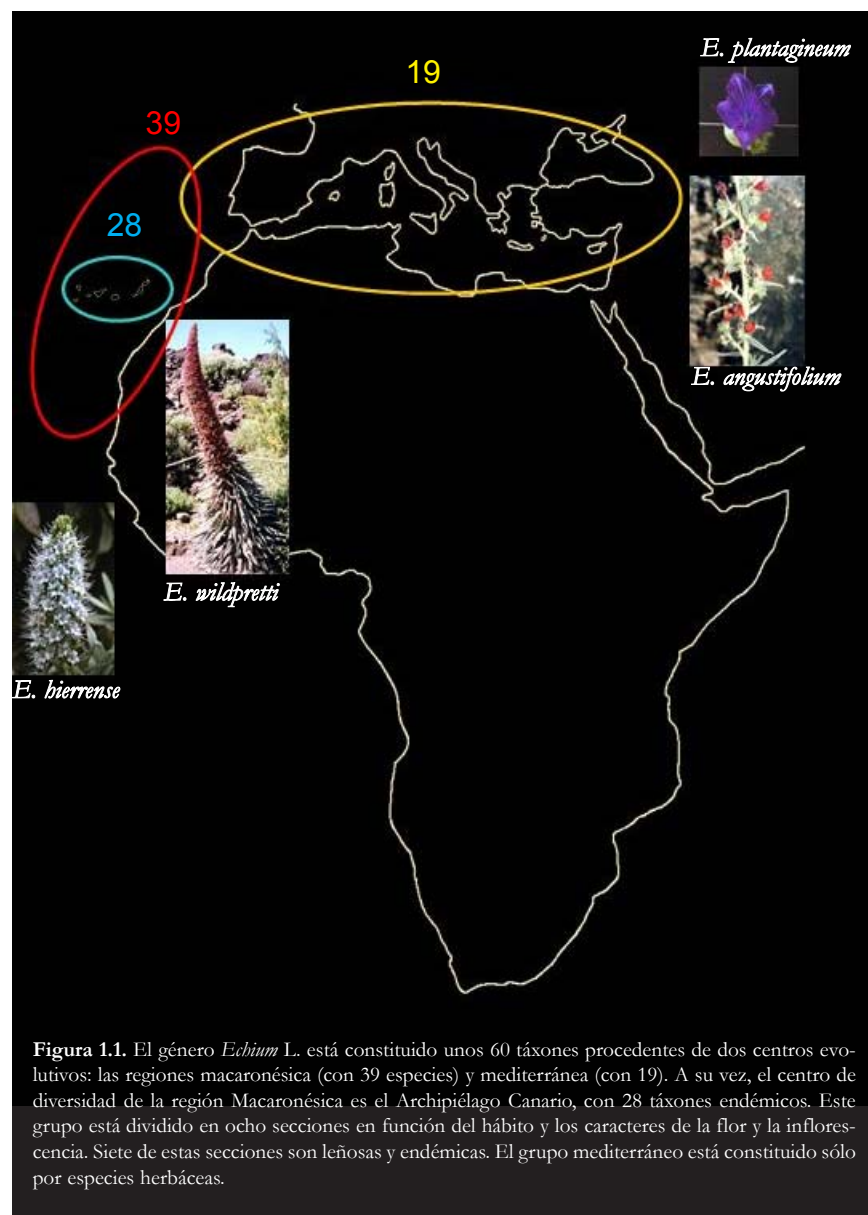
Por otro lado, dada su gran antigüedad (0,8- 2,1 m.a.; CARRACEDO, 1994) y su cercanía al continente, se considera que probablemente hayan constituido un área refugio de táxones continentales durante los periodos glaciares. Este hecho no sólo ha aumentado su riqueza específica, sino que además le confiere un carácter muy antiguo a su flora. Una buena parte de los endemismos de estas islas son paleoendemismos o especies derivadas de ellos, auténticos relictos de floras mucho más antiguas que probablemente ocuparon el sur de Europa y el norte de África durante el Terciario (BRAMWELL, 1972c y 1985; MARRERO RODRÍGUEZ, 2004).

Un rasgo particular de las Islas Canarias es que su flora presenta unos niveles de diversidad genética muy superiores a los de los demás archipiélagos oceánicos (PEDROLA- MONFORT & CAUJAPÉ- CASTELLS, 1994; FRANCISCO- ORTEGA *et al.*, 2000; BATISTA & SOSA, 2002; VILCHES *et al.*, 2002; SÁNCHEZ *et al.*, 2004). Además de por las causas ya expuestas, se con-

sidera que uno de los motivos principales que podrían explicarlo es que, por su cercanía al continente, se hayan podido producir múltiples colonizaciones congénicas (FRANCISCO- ORTEGA *et al.*, 2000; CARINE *et al.*, 2004). En favor de esta hipótesis cabe señalar que existe toda una cadena antigua (68 m.a., GELDMACHER *et al.*, 2001) de montañas volcánicas submarinas que enlaza las Islas Canarias, Madeira, Las Salvajes y el continente. Muchas de estas montañas se encuentran a tan sólo 100 m bajo el nivel del mar, por lo que se cree que en el pasado pudieron actuar a modo de “stepping stones” facilitando la dispersión durante los periodos glaciares, cuando el nivel del mar estaba más bajo (GARCÍA- TALAVERA, 1997). Las filogenias moleculares revelan que los endemismos macaronésicos forman en su mayoría grupos monofiléticos, y que los grupos hermanos a estos clados son típicamente mediterráneos, generalmente norteafricanos o procedentes del este del Mediterráneo (ver revisión en CARINE *et al.*, 2004 y en MARRERO RODRÍGUEZ, 2004). En el caso de Canarias se considera posible que algunos de estos grupos monofiléticos pudieran haberse originado tras una colonización múltiple de las islas, anterior a la radiación adaptativa de uno de los congéneres (SILVERTOWN, 2004, pero ver también SAUNDERS & GIBSON, 2005).

Los tajinastes

El género *Echium* L. está constituido por unos 60 táxones procedentes de dos centros evolutivos (figura 1.1.): las regiones macaronésica y mediterránea (BRAMWELL, 1972a y 1975; GIBBS, 1971). Más de la mitad de los táxones (39) son endémicos de Macaronesia, cuyo centro de diversidad es el Archipiélago Canario, con 28 táxones endémicos. Este grupo, cuyos miembros se conocen popularmente como *tajinastes*, fue dividido por BRAMWELL (1972a) en ocho secciones, siete de ellas leñosas y endémicas, y una herbácea. Esta división se ha visto apoyada por los estudios sobre flavonoides foliares que



realizó este mismo autor (BRAMWELL, 1973) y, en sus líneas generales, también por los llevados a cabo por PÉREZ DE PAZ (1993 y 1996) mediante el empleo de técnicas fenéticas sobre caracteres polínicos. El grupo mediterráneo está constituido sólo por especies herbáceas. Su centro de diversificación lo forman la Península Ibérica y el NW de África, principalmente Marruecos. Existe además un grupo secundario de táxones en el este del Mediterráneo (GIBBS, 1971).

Dentro del género se reconocen tres números básicos de cromosomas: $n=6$, 7 y 8 (BRAMWELL, 1973). El más común, $n=8$, aparece en especies de Macaronesia, el Norte de África, la Península Ibérica y la Cuenca Mediterránea. El número básico $n=7$ aparece en especies del Norte de África, la región Mediterránea y el Este de Europa, mientras que el número básico $n=6$ se localiza en especies en la región que abarca desde el Este del Mediterráneo hasta el Cáucaso. Se considera que el número básico primario es $n=8$ y que el resto derivaron por pérdida centromérica. Se conoce la existencia de diploides y tetraploides en las series $n=8$ y $n=7$, en las que además se han documentado varios casos de poliploidía intraespecífica. La serie $n=6$ es poliploide. Todas las especies macaronésicas frutescentes son diploides de la serie $n=8$.

El origen del género no está claro, pues mientras que existen indicios biogeográficos (BRAMWELL, 1985), palinológicos (PÉREZ DE PAZ & PARDO, 1994; PÉREZ DE PAZ, 1995), cariológicos (BRAMWELL, 1973) y morfológicos (BUYS, 2001), que invitan a considerar el hábito leñoso como el más primitivo, y por lo tanto al grupo macaronésico como arquetipo del género y muy estrechamente relacionado con el género sudafricano *Lobostemon* Lehm. (JOHNSTON, 1953; BRAMWELL, 1975 y 1976), estudios posteriores sobre su filogenia molecular (BÖHLE *et al.* 1996) sugieren que el carácter leñoso insular puede ser el más reciente y derivar de ancestros herbáceos continentales. Según este último trabajo, las especies macaronésicas del género *Echium* formarían un

grupo monofilético que habría evolucionado principalmente por radiación adaptativa.

En general, la evolución del género *Echium* en Macaronesia se considera como un ejemplo de radiación adaptativa que, como resultado de la gran diversidad ecológica de esta región y de las distintas presiones selectivas, ha originado la enorme variedad morfológica actual, con táxones que habitan en todos los ecosistemas y tipos de vegetación, desde el nivel del mar hasta por encima de los 2.300 m (BRAMWELL, 1972a y c, 1975). Además, según PÉREZ DE PAZ (2002) el género *Echium* “es uno de los ejemplos más importantes de diversificación según modelos diferentes de síndromes de polinización”.

La definición de los grandes grupos (secciones) dentro de los táxones macaronésicos fue establecida en función del hábito y los caracteres reproductivos de la flor y de la inflorescencia. Los caracteres vegetativos, más variables en función de las condiciones ambientales, cobran una mayor importancia en la definición de las especies (BRAMWELL, 1972a y 1975).

Dentro del grupo leñoso macaronésico (BRAMWELL, 1972a y 1975), las mayores secciones son *Virescentia* y *Gigantea*. En la primera se agrupan la mayoría de las especies de laurisilva de Canarias y Madeira, y también algunas especies de pinar y zonas bajas. La segunda, junto con la sección *Decaisnea*, contiene a la mayoría de las especies de montaña seca y costa de Canarias y Cabo Verde. La sección *Simplicia* está compuesta por tres especies monocárpicas no-ramificadas, exclusivas de las Islas Canarias. La sección *Stricta* está formada por dos especies, una de las cuales (*E. strictum*) es la que está más ampliamente distribuida en las Canarias. Finalmente, existen dos secciones monotípicas: *Auberiana* y *Gentianoidea*.

Biología reproductiva

La mayoría de los estudios sobre la biología reproductiva en el género *Echium* han sido realizados sobre táxones herbáceos. Todos ellos coinciden en señalar algunos aspectos comunes a la biología de estas plantas, en concreto su naturaleza protándrica y ginodióica, la existencia de cambios de color fenológicos, y una polinización entomófila, asociada a su abundante producción de néctar (DARWIN, 1877; BRAMWELL, 1972a y b; CORBET, 1978a y b; CORBET & DELFOSSE, 1984; OLESEN, 1988; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; GUITIÁN *et al.* 1993; KRAEMER & SCHMITT, 1997; MELSER *et al.*, 1997 y 1999; RADEMAKER *et al.*, 1997 y 1999; OLESEN *et al.* 2002; VALIDO *et al.*, 2002; DUPONT *et al.*, 2004a y b; KLINKHAMER & VAN DER LUGT, 2004; etc...). Además, en el caso de algunos de los táxones leñosos del género existen indicios que indican la existencia de sistemas de auto-incompatibilidad homomórfica (BRAMWELL, 1972a y b).

Ámbito y objeto del presente trabajo

En función de los objetivos generales de este trabajo (ver comienzo del capítulo) se procedió a la selección tanto de los táxones que serían objeto de estudio como de las disciplinas a emplear. A continuación pasamos a describir brevemente dichos táxones y las disciplinas de estudio elegidas.

Táxones objeto de estudio

En muchas ocasiones, un requisito fundamental para determinar las causas de amenaza de un taxon es poder establecer comparaciones con congéneres ampliamente distribuidos y en principio libres de peligro. Nuestro estudio se

centra en cuatro táxones endémicos de la isla de Gran Canaria: *E. decaisnei* Webb & Berth. (WEBB, 1844), *E. callithyrsum* Webb ex Bolle (WEBB, P. 1844), *E. onosmifolium* Webb & Berth. (WEBB & BERTHELOT, 1844) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* Kunk (KUNKEL, G., 1976a). Todos ellos son arbustos leñosos, el primero pertenece a la sección *Decaisnea* y los demás a la sección *Virescentia*. Tanto *E. decaisnei* como *E. onosmifolium* se encuentran ampliamente distribuidos en la isla, especialmente el primero, y no presentan problemas aparentes para su conservación. Por el contrario, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* son endemismos locales amenazados.

Además de estos cuatro táxones, en los estudios de diversidad genética (ver más adelante) se ha incluido un quinto: *E. acanthocarpum* (SVENTENIUS, 1969). Se trata de un taxon leñoso de la sección *Virescentia* endémico de la isla de La Gomera. Evolutivamente puede considerarse como un vicariante de *E. callithyrsum* en esta isla y se considera que su estado de amenaza es “crítico”. El motivo de incorporarlo a este estudio nace del especial interés mostrado por Ángel Fernández López, director del Parque Nacional de Garajonay, y de la urgente necesidad de tomar medidas de conservación en sus poblaciones naturales. En este sentido, tenemos que agradecerle a él y a todo el personal del Parque Nacional de Garajonay no sólo el interés, sino también la confianza que nos dieron, la colaboración con que participaron y el cariño con el que nos trataron durante los días de trabajo en esta isla.

La selección de estos táxones tiene un especial interés pues en conjunto nos permite analizar de manera comparada una amplia gama de situaciones, en concreto: la de táxones ampliamente distribuidos en la misma isla pero pertenecientes a diferentes secciones (*E. decaisnei* y *E. onosmifolium*); la de táxones amenazados y pertenecientes a una misma sección, pero con distinto grado de amenaza (*E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. acanthocarpum*); y la de un taxon ampliamente distribuido en la isla con una subespecie del mismo de distribución muy restringida y grave estado de amenaza (*E. onosmifolium* y *E. onosmifo-*

lium ssp. *spectabile*). A través del estudio comparado de estos táxones esperamos poder llegar a una mejor comprensión de su biología, así como de las claves que determinan su estado o no de amenaza.

Echium. decaisnei Webb & Berth. (figura 1.2.) o “tajinaste blanco de Gran Canaria”

Arbusto de hasta dos metros de altura. Ramas pardas y rúmulas pubescentes. Las hojas se disponen agrupadas en el extremo de las ramas. Tienen forma lanceolada, su ápice es agudo y se encuentran atenuadas en el pecíolo, que es corto. Poseen espinas, que se encuentran distribuidas regularmente en el haz, mientras que por el envés se distribuyen sólo en los bordes y el nervio central. La inflorescencia es una gran panícula terminal, densa y cónica, formada por cincinos simples que se encuentran axilados sobre brácteas lineales. Las flores están cortamente pediceladas. El cáliz es más corto que el tubo de la corola. Está formado por segmentos desiguales, de ovados a lanceolados, que son acrescentes durante la fructificación. La corola es blanca con líneas azules o raramente azul y tiene forma de embudo ancho. Posee lóbulos redondeados, desiguales y con el margen crenulado. Los estambres son glabros e incurvos y están largamente exsertos. El estilo alcanza una longitud mayor que la de los estambres, es ligeramente piloso y posee un estigma bifido. Ovario depreso, plano por la parte superior, con lóbulos redondeado-ovados. Núcúlas redondeadas, triquetras, rugosas, con costillas, ápice cuspidado, gibado lateralmente. (WEBB, 1844; BRAMWELL, 1972a).

Habita desde las zonas xerofíticas hasta las de baja montaña de la isla de Gran Canaria, entre los 100 y 1.000 m.s.m. Es abundante, y con frecuencia dominante, sobre amplias zonas del suroeste de la isla y también es frecuente en la cara norte, siempre en comunidades de tabaibas (*Euphorbia* sp.). En las

regiones secas del sureste de la isla su presencia es más rara y tiende a ser sustituido en los hábitat más secos por *E. onosmifolium* (BRAMWELL, 1972a).

Fenológicamente (obs. pers.) presenta una época de floración principal que comienza a mediados de noviembre y se prolonga hasta el mes de abril. Normalmente existe por lo menos otra floración secundaria pero a veces puede haber más, según las condiciones climatológicas, y es frecuente encontrar durante todo el año algún individuo con flor.

Este taxon posee una subespecie, *E. decaisnei* ssp. *purpuriente* Bramwell que habita en las islas orientales del archipiélago (Lanzarote y Fuerteventura). Ambas junto con *E. hypertropicum* Webb forman la sección *Decaisneia* (BRAMWELL, 1972a).

E. callithyrsum Webb ex Bolle (figura 1.3.) o “tajinaste azul de Gran Canaria”

Arbusto leñoso de hasta un metro y medio de altura. Posee un tallo y ramas robustas, ascendentes, con cicatrices foliares marcadas y corteza papirosa, densamente hispida. Las hojas se sitúan de manera compacta en los ápices de las ramas. Son lanceoladas, anchas, atenuadas, subagudas, discolores, velutino-pubescentes y cortamente pecioladas. En el haz poseen tricomas de tipo *setae* de base amplia, mientras que en el envés son de tipo simple. La inflorescencia, carácter que da nombre a este taxon (*calli*:- bello; *thyrsus*: panícula más o menos ovóide o elipsóide, con ramas cimosas) es un tirso terminal cilíndrico- elongado, que generalmente se encuentra circundado en su base por otros menores. Los cincinos son bífidos y poseen brácteas sésiles con forma de hoja. Las flores son más bien pequeñas, subsésiles o brevemente pediceladas. El cáliz es piloso y posee lacinias agudas, ligeramente acrescentes durante la fructificación. La corola suele ser de color azul. Exteriormente es subpilosa y posee lóbulos obtusos. Su longitud es el doble que la del cáliz. Los estambres son glabros,



Figura 8.2. Inflorescencia de *E. decaisnei*.

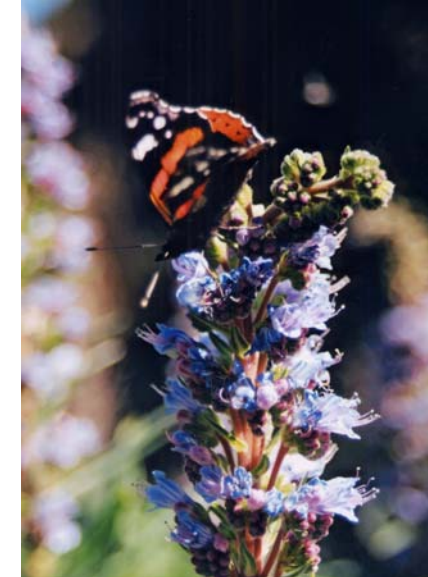


Figura 8.3. Inflorescencia de *E. callithyrsum*.



Figura 8.4. Pliego de herbario de una inflorescencia de *E. onosmifolium*.

blancos o con frecuencia rojizos, y se encuentran largamente exsertos. El estilo es piloso, y posee un estigma glabro, corto y bífido (WEBB, 1867; BRAMWELL, 1972a).

Esta especie habita sobre escarpes rocosos situados en las montañas centrales de la isla de Gran Canaria, entre los 450 y los 1.500 m.s.n.m, en sectores húmedos y soleados, sobre pendientes abruptas, escarpes rocosos y terrenos agrícolas abandonados. Florece entre enero y abril. (BRAMWELL, 1972a). De acuerdo con las categorías UICN para España, actualmente se considera como “vulnerable” VU B2ab(iii,iv) (MORA-VICENTE, 2004), y hasta la fecha no existe ningún plan de conservación para él.

E. onosmifolium Webb & Berth. (figura 1.4.) o “tajinaste negro”

Arbusto leñoso, de hasta 1m de altura, con ramas divaricadas, de color marrón-grisáceo e hispídas. Las hojas se disponen rosuladas en el extremo de las ramas. Son lineares o linearlanceoladas, subsésiles y poseen un margen revolutu. La base se encuentra atenuada sobre un corto peciolo y el ápice es agudo. El haz está cubierto por tricomas de tipo *setae* de amplia base, que en el envés sólo aparecen sobre el nervio central, mientras que el resto de la hoja está ocupado por pelos simples. La inflorescencia es una panícula terminal cilíndrica, ramosa, enhiesta, ligeramente laxa, que puede estar circundada en su base por otras menores. Los cincinos son cortos y están axilados por brácteas sésiles, lineares, de longitud similar o algo menor. Las flores son pequeñas y subsésiles. El cáliz está compuesto por sépalos lineares, densamente hispídos, e inmutables después de la antesis. La corola es blanca, pálidamente rosada, o raramente azul, infundibuliforme, ligeramente incurva, con el limbo acampanulado y lóbulos ovados y subagudos. La longitud del tubo es menor que la del cáliz. Los estambres son desiguales y están exsertos. El estilo tiene una longitud mayor que la de

los estambres, es hirsuto y posee un estigma bífido (WEBB & BERTHELOT, 1844; BRAMWELL, 1972a).

Habita en las laderas secas de la isla de Gran Canaria, entre los 400 y los 1.500 m.s.n.m. Normalmente aparece en asociación con vegetación xerofítica de tipo arbustivo.

Se trata de una especie que ocupa una posición taxonómica relativamente aislada. Basándose en su inflorescencia, densa y espigada, y sus hojas estrechas, BRAMWELL (1972a) colocó este taxon en la sección *Virescentia*. Sin embargo, el mismo autor señala que en función de aspectos tales como la estrechez del tubo de su corola y su áspero indumento, recuerda a los miembros de la sección *Stricta* y, en su opinión, podría constituir un intermedio entre ambas secciones. La variabilidad morfológica de sus poblaciones (obs. personales) hace que no siempre sea claramente diferenciable de *E. callithyrsum* ni, como veremos a continuación, de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.



Figura 1.5. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (Fotografía: Vicente Guevara Ramírez)

E. onosmifolium ssp. *spectabile* Webb & Berth. ssp. *spectabile* Kunkel
(figura 1.5.)

Arbusto siempreverde de hasta de un metro de alto. Ramoso, en estado vegetativo de aspecto cespitoso. Hojas estrechamente oblanceoladas o, a veces, estrechamente elípticas y discolores. En el haz poseen pelos de tipo *setae* de base amplia, mientras que en el envés estos pelos se mezclan con otros de tipo simple. La inflorescencia es un tirso cilíndrico y erecto, que en ocasiones se encuentra ramificado en su base. Las flores son subsésiles. La corola es blanca. Se separa de la subespecie *onosmifolium* porque sus hojas son mucho más anchas y sus inflorescencias mayores (KUNKEL, 1976).

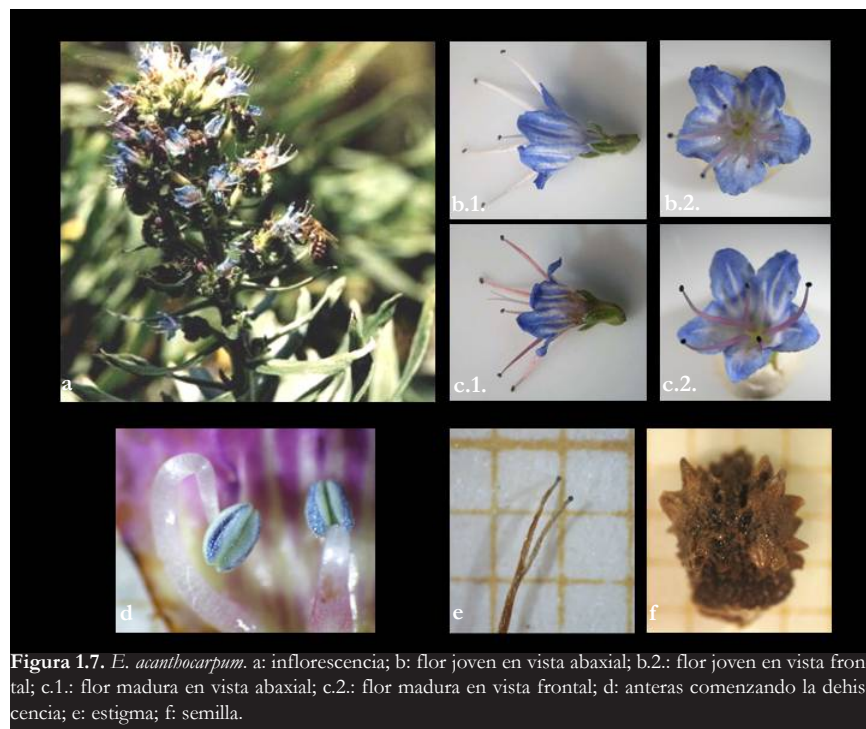


Figura 1.7. *E. acanthocarpum*. a: inflorescencia; b: flor joven en vista abaxial; b.2.: flor joven en vista frontal; c.1.: flor madura en vista abaxial; c.2.: flor madura en vista frontal; d: anteras comenzando la dehiscencia; e: estigma; f: semilla.

Habita en puntos localizados del macizo montañoso El Cedro- Horgazales, situado en el Oeste de Gran Canaria, entre los 500 y los 800 m.s.n.m., en regiones abruptas y húmedas. Florece entre diciembre y marzo. Según las categorías UICN para España, actualmente se encuentra clasificado como “en peligro” EN B2ab (iii,iv) (MORA-VICENTE *et al.*, 2004), a pesar de lo cual no cuenta con ningún plan de conservación.

Lo escueto de su descripción y la inaccesibilidad de buena parte de sus poblaciones, hacen de este taxon un auténtico desconocido, que no siempre se diferencia con claridad de la subespecie *onosmifolium* ni tampoco de *E. callithyrsum*.

E. acanthocarpum Svent. (figura 1.5.) o “tajinaste azul de La Gomera”

Arbusto de 1.5- 2 m de altura o más, intensamente ramificado, de corteza marrón- rojiza y decidua. Sus hojas son ovado- lanceoladas, grandes e híspidas, brevísimamente pecioladas o subsésiles, blanquecino seríceas y conspicuamente nervadas por su parte inferior. Su inflorescencia es un tirso ovado- cilíndrico, largo y denso, con cincinos simples. Las flores miden unos 15 mm de longitud, su forma es tubular- campanulada, levemente zigomorfa, y su color es azul ciano en la zona superior de la corola y blanco en el tubo. Presenta estambres fuertemente divergentes, exertos, rosáceos, y anteras azul pálido. El estilo está profundamente dividido. Sus frutos son pequeñas núculas fuertemente espinoso-aculeadas, en las que posiblemente se inspiró Sventenius para dar nombre a esta especie (*acantho-*, espinoso; *carpum*, fruto; SVENTENIUS, 1969)..

Florece en marzo-abril y fructifica en mayo-junio. Habita en lugares rocosos y húmedos entre los 800 y 1000 m.s.n.m..

Esta especie crece en los matorrales que forman las orlas exteriores de las masas forestales del monte verde (MARRERO *et al.*, 2000). Se encuentra clasificada como “en peligro crítico” CR B2b(iv)c(iv) según las categorías de la UICN (MARRERO *et al.*, 2004). Sus apenas 500 ejemplares están distribuidos en tres poblaciones naturales relativamente aisladas (El Rejo, Agando, y Enchereda), que en conjunto ocupan una superficie inferior a los dos kilómetros cuadrados (MARRERO *et al.*, 1998, 2000, 2004). Dado que su distribución se incluye en el Parque Nacional de Garajonay, esta especie cuenta con un plan de recuperación (MARRERO *et al.*, 2004).

- Disciplinas de estudio y estructura del trabajo

Entendemos que la conservación de las especies es un trabajo interdisciplinar que, en el mejor de los casos, debería realizarse en equipo. En nuestro caso hemos contado con la desventaja de tener que trabajar en solitario. Por ello, nos hemos visto seriamente limitados en nuestras capacidades y hemos tenido que elegir entre llevar a cabo un trabajo multidisciplinar a costa de no poder profundizar ampliamente en los diferentes aspectos de nuestra investigación o, renunciar a la interdisciplinariedad y centrarnos en el estudio detallado de alguno de dichos aspectos. Hemos optado por la primera opción porque consideramos que es la que nos permitiría disponer de una visión general y globalizadora de la biología de estas especies. En el caso de los táxones amenazados, este reconocimiento general es además un paso previo ineludible para poder realizar un diagnóstico preciso y acertado de las causas de amenaza y, por lo tanto, para poder establecer las medidas más adecuadas de conservación.

El trabajo puede dividirse cuatro grandes bloques: 1. distribución, características y estado de conservación las poblaciones naturales; 2. biología repro-

ductiva; 3. morfología; y 4. diversidad isoenzimática. A continuación pasamos a describir escuetamente cada uno de ellos.

1. Distribución, características y estado general de las poblaciones. Estado de conservación de las poblaciones naturales de los táxones amenazados.

Este bloque incluye los Capítulos 2 y 3. En el primero de ellos se realiza una introducción general al medio natural de Gran Canaria y a la distribución general de los táxones, concretamente de los no- amenazados. Con respecto a este último aspecto debemos señalar que no se trata de un estudio corológico en sentido clásico, sino de una aportación corológica basada en la información recopilada por el Atlas de la Flora de Gran Canaria (NARANJO SUÁREZ *et al.*, 2004), y completada por el conjunto de observaciones que hemos ido recopilando durante estos años sobre la distribución de las especies. Todo ello sirve de base para justificar la selección de las poblaciones naturales en las que se basa el trabajo posterior.

El capítulo 3 está dedicado al estudio poblacional de los táxones amenazados. Nace de la colaboración que realizamos para el *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España* (proyecto AFA, BAÑARES *et al.*, 2004) y resume la información recopilada para dicho trabajo. Se trata de una exhaustiva investigación sobre la corología, censo y estado de amenaza de estos táxones, basado en el estudio de todas sus poblaciones naturales.

2. Biología reproductiva

En este bloque se incluyen los Capítulos 4, 5 y 6. El primero de ellos se centra en el estudio de la biología floral, y supone un paso previo para poder abor-

dar los siguientes. El Capítulo 5 se ocupa del estudio de los sistemas de cruzamiento, mientras que el Capítulo 6 está enfocado en el estudio del éxito reproductivo de estos táxones. Evidentemente, los tres capítulos se encuentran íntimamente relacionados. No sólo su construcción es progresiva (cada uno se apoya en los anteriores), sino que además comparten varios *leit motifs*. Por eso, es posible que las fronteras entre algunos de sus contenidos puedan resultar un tanto difusas. De entre los *leit motifs* recurrentes, cabe señalar el estudio de la ginodioecia o los mecanismos para evitar la auto-fecundación. En cualquier caso, siempre se ha intentado abordar estos temas desde el punto de vista propio de cada capítulo, por lo que se espera no ser redundantes.

3. Morfología

Aunque en principio existe un consenso sobre la identidad taxonómica de estos táxones, las diferencias morfológicas entre *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* no siempre están claras (ver apartado anterior). Por ello, el Capítulo 7 está dedicado su estudio morfológico. Un análisis morfológico exhaustivo de estas especies está fuera del alcance de nuestro trabajo, por ello nos hemos centrado fundamentalmente en el estudio cuantitativo de los caracteres reproductivos (flor e inflorescencia) que, además de tener un peso taxonómico de primer orden (BRAMWELL, 1972a), son los que mantienen una relación más estrecha con nuestra línea de investigación.

4. Diversidad isoenzimática

Finalmente, en un trabajo como el nuestro no podíamos dejar de lado un aspecto tan fundamental como es la diversidad genética, tema que abordamos en el Capítulo 8. De entre todas las técnicas disponibles para ello se eligió la

electroforésis de isoenzimas por varios motivos. En primer lugar porque es un marcador que permite estimar cómo se estructura la diversidad genética en las poblaciones naturales, cuya técnica es fácil, rápida, barata y reproducible, y del que existen numerosos antecedentes en islas oceánicas con los que contrastar los resultados. Pero además, posee unas características intrínsecas que lo hacen especialmente adecuado, entre otras que se trata de un marcador polimórfico, con una herencia biparental codominante y cuyos patrones normalmente se pueden interpretar con facilidad (SOSA *et al.*, 2002). Este capítulo está íntimamente relacionado con todos los anteriores, pues no sólo buena parte de la discusión se fundamenta en ellos (y especialmente en los relativos al bloque de *Biología Reproductiva*), sino que en cierto modo los resume y sirve de base para la discusión final (ver a continuación).

Cada uno de los capítulos se presenta de manera independiente, con apartados propios de “Introducción”, “Objetivos”, “Material y métodos”, “Resultados”, “Análisis y discusión” y “Conclusiones”. Asimismo, cada uno de ellos cuenta con un subapartado propio en el apartado general de Anexos. Sólo la bibliografía se presenta en común. Al final, se realizará una evaluación conjunta de todos ellos, en el apartado que hemos denominado “Conclusiones Generales”. Como podrá comprobar el lector, el orden de presentación de los bloques y capítulos es el que impone la lógica de acuerdo con la construcción progresiva y comprensible de los contenidos, experimentos y discusiones de cada uno de ellos.

Finalmente queremos hacer un último apunte sobre el formato en que se presenta este trabajo. Su disposición apaisada no es en absoluto un capricho artístico, sino la mejor solución que hemos encontrado para poder presentar la gran cantidad de imágenes, tablas y figuras que lo ilustran, sin gran merma en la fluidez de la lectura del texto principal. En este sentido queremos dar las gra-

cias a Isabel Corral porque es suya la idea del diseño original con que se presenta esta tesis, pero especialmente porque durante estos años ha sido una fuente de inspiración y de apoyo para poder llevarla a cabo.



Distribución, características generales y estado de conservación de las poblaciones naturales

A Helios Sáinz Ollero

Capítulo 2

Metodología general.

Selección de las poblaciones
objeto de estudio y
métodos numéricos

A Catherine Levassor

2.1. INTRODUCCIÓN

El capítulo que presentamos se centra en dos aspectos principales: 1 la selección y descripción de las poblaciones que han constituido la base de este trabajo de investigación, y 2 la descripción de los principales métodos numéricos que emplearemos en los próximos capítulos.

Con respecto al primero de estos aspectos, en el presente capítulo se explicarán los criterios empleados para la selección de poblaciones, el listado de las poblaciones seleccionadas y una descripción pormenorizada de los principales rasgos ambientales por los que se caracterizan cada una de ellas.

Aunque en un principio no se encontraba entre nuestros objetivos realizar un estudio corológico en sentido formal, antes de abordar la selección de poblaciones consideramos necesario realizar algunas prospecciones en este sentido. Como explicaremos más adelante, una buena parte de este trabajo se apoyó en la información contenida en la Base de Datos de Corología y del Herbario del Jardín Botánico *Viera y Clavijo*. Información que fue completada y/o corregida, principalmente mediante trabajo de campo. Posteriormente, a raíz una colaboración con el *Proyecto Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España* (o *Proyecto A.F.A.*; BAÑARES *et al.*, 2004), se llevó a cabo, entre otras tareas, un estudio corológico exhaustivo de los dos táxones amenazados (*E. callithyrsus* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*). Los resultados de esta colaboración se detallan en el Capítulo 3, por lo que en el presente capítulo sólo se presentarán los correspondientes a las prospecciones corológicas relativas a *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*. Con esta decisión esperamos facilitar la lectura y comprensión de los resultados obtenidos en ambos capítulos.

Por otro lado, se llevará a cabo una descripción de los principales métodos numéricos que emplearemos con más frecuencia a lo largo de este trabajo. Salvo excepciones puntuales, a lo largo de los próximos capítulos únicamente se nom-

brarán los tipos de análisis realizados, utilizando este apartado como punto de referencia para consultar de qué manera se han llevado a cabo.

En el presente capítulo se ofrece, además, una descripción general de los principales condicionantes medioambientales de Gran Canaria. Con ello se pretende mostrar una imagen sintética del marco geográfico y ecológico en el que habitan los táxones estudiados, que facilite la comprensión de la información que se ofrecerá en éste y los próximos capítulos.

Finalmente, se incluye un inventario de los pliegos de herbario y semillas recogidas en cada una de las poblaciones seleccionadas. Como se explicará más adelante, este material fue preparado y posteriormente depositado en las instalaciones del Jardín Botánico *Viera y Clavijo*.

Aunque por la naturaleza de su contenido quizá este capítulo no se ajuste exactamente al esquema clásico de “objetivos- material y métodos- discusión- conclusiones”, creemos que este formato puede facilitar su lectura y comprensión y, por lo tanto, es el que seguiremos.

2.2. OBJETIVOS

Se plantean los siguientes objetivos:

1. Ofrecer una descripción general de los principales condicionantes ambientales de la isla de Gran Canaria.
2. Realizar la selección de aquellas poblaciones serán objeto de estudio en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En este sentido se han planteado los siguientes objetivos específicos:

- 2.a. Disponer de una correcta representación de los tipos morfológicos de cada uno de ellos.
- 2.b. Disponer de una muestra representativa de la máxima diversidad de hábitats presentes en su área de distribución.
- 2.c. En el caso de los táxones amenazados (*E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*), disponer de una muestra representativa de sus principales poblaciones naturales.
3. Describir los principales rasgos ambientales que caracterizan a cada población natural.
4. Inventariar el material correspondiente a los pliegos de herbario y semillas recogidos en cada una de ellas.
5. Contribuir a la definición de la corología actual de las dos especies no amenazadas (*E. decaisnei* y *E. onosmifolium*).
6. Ofrecer una descripción pormenorizada de los métodos numéricos que se emplearán a lo largo de este trabajo.

2.3. MATERIAL Y MÉTODOS

Descripción del medio físico y natural de Gran Canaria

Para la descripción de los principales aspectos que condicionan el medio ambiente en la isla de Gran Canaria se realizó una sencilla revisión bibliográfica, de la que se extrajeron los aspectos que se consideraron más relevantes.

Selección y descripción de las poblaciones naturales, y contribuciones al estudio de la corología de los táxones

Con respecto a la selección de poblaciones, para asegurar la correcta representación de los tipos morfológicos se seleccionaron los *locus classici* correspondientes a las descripciones originales de cada uno de los táxones (WEBB, 1844 y 1867; WEBB & BERTHELOT, 1844; KUNKEL, 1976a), y se evitó en la medida de lo posible elegir poblaciones en las que se hubiera observado la presencia de individuos híbridos.

Con el fin de elegir un conjunto de poblaciones que representasen adecuadamente la diversidad de hábitats presentes en el área de distribución de cada uno de los táxones, se empleó el procedimiento que se detalla a continuación. En primer lugar se procedió a establecer la distribución actual de cada uno de ellos. Para ello se partió de la información recopilada en las Bases de Datos de Corología y del Herbario del Jardín Botánico *Viera y Clavijo* (BDVC), correspondiente al Atlas de la Flora de Gran Canaria (NARANJO SUÁREZ *et al.*, 2004). En esta base se encuentran recogidos tanto las citas procedentes de los trabajos clásicos sobre la corología del archipiélago (WEBB, 1836- 1850; BRAUN, 1867; CHRIST, 1887; PITARD, 1909; KNOCHE, 1923; LINDINGER, 1926; BURCHARD, 1929; LID, 1968; etc...), como trabajos más específicos sobre Gran Canaria (SUNDING, 1979; KUNKEL, 1969a y b, 1976b, 1977; VOGGENREITER, 1976; PÉREZ-CHACÓN ESPINO, 1984; MARRERO, 1984; SUÁREZ, 1986, 1994; NARANJO CIGALA, 2001), estudios sobre el género (BRAMWELL, 1972; PÉREZ DE PAZ, 1998), y otros trabajos en los que se han podido encontrar citas para el género en la isla de Gran Canaria (KUNKEL, 1969, 1972 Y 1973; BRAMWELL, 1977, 1994, 2001; MONTELONGO & MORALEDA, 1979; PÉREZ DE PAZ, 1980; SANTOS & FERNÁNDEZ, 1981; SUÁREZ RODRÍGUEZ, 1984; MAYA, 1988; FEBLES, 1989; NOGALES HIDALGO, 1992; MARRERO RODRÍGUEZ, 1995; BELTRÁN TEJERA *et al.*, 1999; GARCÍA GALLO, 2000), y también se

incluyen los inventarios realizados por el personal del propio Jardín Botánico. Esta información se ha ido completando y, cuando ha sido necesario, corrigiendo, con las observaciones que durante estos años hemos ido recopilando sobre la distribución de las especies.

El conjunto de citas así obtenidas se referenciaron geográficamente, trabajo que en parte ya estaba hecho en la propia BDVC. Para ello se empleó la malla UTM de 1 y/ó 5 Km de lado, según la precisión que permitiera cada caso. A continuación, se determinaron aquellas áreas donde la presencia de las especies pudiera ser debida a confusiones taxonómicas y se realizaron visitas *in situ* para verificarlo.

Con la información obtenida se elaboraron mapas de distribución actualizados para cada taxon. Seguidamente, se eligió el conjunto de variables ambientales que, de acuerdo con la naturaleza de la isla, se consideró mejor podrían caracterizar la ecología de los táxones. Dichas variables fueron: altitud, geología, edafología, bioclimatología y fitosociología. La caracterización se llevó a cabo empleando un análisis cartográfico sencillo, mediante el cual se obtuvo una primera imagen sintética de los principales condicionantes ambientales que determinan la distribución actual de los táxones (GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, 1981). El método consistió en elaborar un mapa de distribución para cada taxon sobre un soporte transparente. Este mapa era superpuesto a los correspondientes mapas temáticos a cada una de las variables elegidas. Seguidamente se hacía, variable a variable, una lectura directa del rango de variabilidad que caracterizaba la distribución de cada una de las especies. Para ello se empleó la siguiente base cartográfica:

- Altitud: Mapa Guía de Gran Canaria. 1:100.000. 1993. Dirección General del Instituto Geográfico Nacional. Secretaría de Estado para las Políticas del Agua y el Medio Ambiente. Ministerio de Obras Públicas y Transportes.

- Geología: Mapa geológico de España. Escala 1:100.000. Isla de Gran Canaria. ITGE, 1992.
- Edafología: FERNÁNDEZ CALDAS *et al.*, 2000.
- Bioclimatología y fitosociología: DEL ARCO, M.J. & GONZÁLEZ GONZÁLEZ, R. 2003; DEL ARCO *et al.*, 2002.

De esta manera se obtuvo una caracterización ambiental de la distribución de cada taxon. Sobre esta base se seleccionó el conjunto de poblaciones que mejor representaban la mayor diversidad de hábitats de cada uno de ellos.

En el caso de los dos táxones amenazados se realizaron, además, visitas previas a todas las poblaciones conocidas, con el fin de obtener una idea de su tamaño. Dado que las poblaciones de cada uno de estos táxones se caracterizaban por unas condiciones ambientales muy similares entre sí, la selección final de sus poblaciones se realizó básicamente de acuerdo con el objetivo de disponer de una representación adecuada de las más importantes.

Posteriormente, a lo largo de los años que ha durado este trabajo, se comprobaron la mayor parte de las citas de los taxones no amenazados y se copiaron nuevos datos acerca de su corología. Estos datos se muestran conjuntamente con los anteriores en el apartado de resultados. En el caso de los dos táxones amenazados (*E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*), dentro del contexto del Proyecto A.F.A. (BAÑARES *et al.*, 2004) se realizó un trabajo corológico exhaustivo cuya metodología y resultados se exponen en el Capítulo 3.

De cada una de las poblaciones seleccionadas se realizó una descripción ecológica, en la que se incluyó la siguiente información:

- Localización, definida mediante topónimos y a través de su referenciación sobre la malla de cuadrículas UTM de 1Km de lado.
- Altitud, considerada como el rango de altitudes mínima y máxima de la población
- Orientación predominante de la población.
- Ombrotipo, según las clases definidas por DEL ARCO *et al.*, 2002.
- Termotipo, según las clases definidas por DEL ARCO *et al.*, 2002.
- Vegetación potencial, según las clases definidas por DEL ARCO *et al.*, 2002.
- Geología. Se ha tomado como base la cartografía del Mapa Geológico de España Escala 1:100.000 de la Isla de Gran Canaria. ITGE, 1992.
- Edafología. Se ha seguido la cartografía de suelos de FERNÁNDEZ CALDAS *et al.*, 2000.
- Listado de especies acompañantes, elaborado a lo largo de las sucesivas visitas a las poblaciones.

De cada una de estas poblaciones se ha recogido al menos un pliego de herbario. Tras ser secados, montados, identificados y etiquetados, se depositaron en el Herbario del Jardín Botánico *Viera y Clavijo* (un total de 128). El listado se puede consultar en la tabla 2.3.1. del Anexo I. En la mayoría de estas poblaciones se recolectaron también diversas muestras de semillas que, tras ser estudiadas (Capítulo 6), se depositaron en el Banco de Germoplasma de este Jardín. El método empleado para su recolección se detalla en Capítulo 6 (apartado 6.3.1.), recogiendo en total 33 muestras. El inventario de este material se detalla en la tabla 2.3.2. del Anexo I. El resto del material recolectado en estas poblaciones,

así como el procedimiento empleado para ello, se explicará en los próximos capítulos.

En muchos casos se han recogido, además, plántulas, que fueron repicadas y posteriormente sembradas en este mismo Jardín, constituyendo lo que se han denominado *poblaciones cultivadas*. Estas plántulas se extrajeron de diversos puntos de la población. Dado que la mayor parte de las semillas caen bajo la planta madre (ver Capítulo 4, apartado 4.5.7.), se ha procurado que todas las plántulas estuvieran separadas por al menos cinco metros de distancia para evitar en lo posible un origen materno común.

Descripción de los métodos numéricos

Para la selección de la metodología numérica hemos seguido fundamentalmente el tratado de biometría de SOKAL & ROHLF (1979).

2.4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.4.1. CONDICIONANTES AMBIENTALES EN GRAN CANARIA

La isla de Gran Canaria pertenece al archipiélago de las Islas Canarias, en el Océano Atlántico, a 210 Km del Continente Africano. Se localiza entre las coordenadas geográficas 27° 43' - 28° 11' Norte y 15° 21' - 15° 48' al Oeste del Meridiano de Greenwich. Tiene forma casi circular, en sección transversal de cúpula, con una zona central muy elevada y rampas periclinales que descienden con pendientes acusadas hasta el mar (ITGE, 1992). Sus diámetros miden 49 Km de Norte a Sur y 48 Km de Este a Oeste, su superficie es de 1.532 Km² y

su máxima altitud se localiza en el Pozo de las Nieves, a 1.949 m.s.n.m. (Figura 2.4.1.).

Biogeografía

Tradicionalmente se ha considerado a las Islas Canarias como integrantes de la región biogeográfica denominada Macaronesia (SUNDING, 1979). Este término fue introducido por el botánico Philip Barker Webb en el siglo pasado, y deriva de los vocablos griegos makarion, feliz, y nesoi, islas. La región Macaronésica pertenece al reino Holártico y está formada por un conjunto de archipiélagos de origen volcánico en el que se incluyen, además de las Canarias, las Islas Azores, Madeira, Salvajes y Cabo Verde. Estos archipiélagos están situados en el Atlántico Oriental entre los 14,8° y los 39,7° de latitud Norte y entre los 13,4° y los 30,9° de longitud Oeste, a una distancia de entre 96 y 1.370 Km del continente. La superficie y altitud varía desde 15 Km² y 183 metros de altitud en las Islas Salvajes hasta 7.447 Km² y 3.717 metros de altitud en las Islas Canarias. Sus edades oscilan entre los 27 m.a. de las Salvajes y los 8 m.a. de las Azores. Climáticamente son heterogéneas, observándose una transición paulatina de Norte a Sur, desde el clima atlántico de las Azores, pasando por el mediterráneo de Madeira y Canarias (veranos secos), hasta uno de tipo mediterráneo pero con influencias del monzón (lluvias estivales e inviernos secos) en Cabo Verde (ver referencias en FERNÁNDEZ- PALACIOS & DÍAS, 2001).

A pesar de que los distintos archipiélagos comparten diversos táxones en ecosistemas similares, su heterogeneidad florística (afinidad eurosiberiana-atlántica en las Azores, mediterránea en Madeira, mediterránea- sahariana en Canarias y sahariana- sudaniana en Cabo Verde) crea dudas sobre la entidad de Macaronesia como región biogeográfica (RIVAS- MARTÍNEZ, *et al.*, 1993). No obstante, nosotros nos sentimos más próximos al criterio de

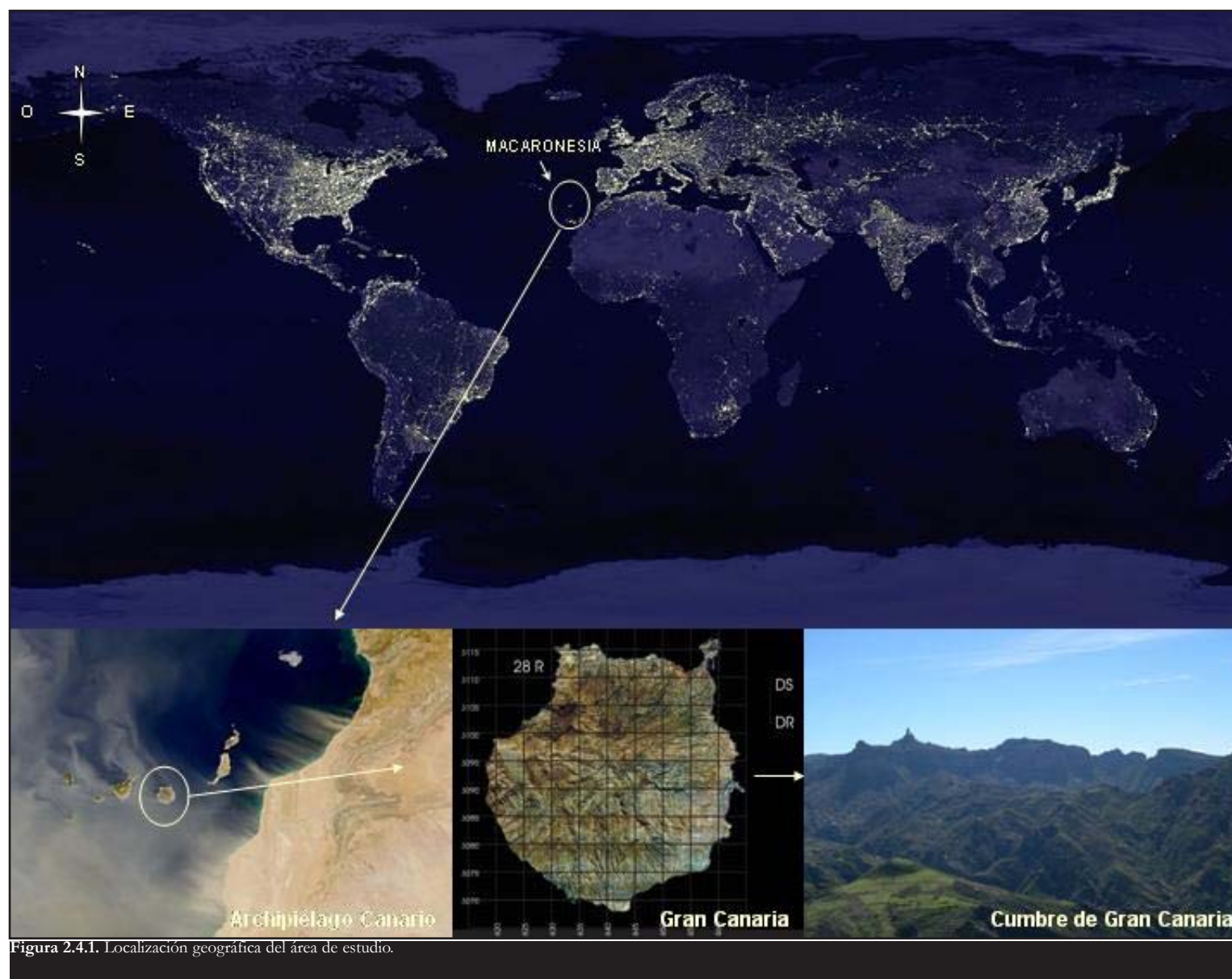


Figura 2.4.1. Localización geográfica del área de estudio.

FERNÁNDEZ- PALACIOS & DÍAS (2001) según el cual “*estos archipiélagos constituyen por encima de todo una unidad biogeográfica funcional: fueron punto de encuentro de diferentes rutas biogeográficas de varias épocas, de las que por el fuerte efecto de insularidad fueron capaces de retener secuencialmente diferentes elementos*”.

Climatología

Las Islas Canarias se sitúan en la encrucijada de varios sistemas atmosféricos en los que la influencia de los alisios es dominante. Dentro de este panorama general, en cada isla puede suceder toda una amplia gama de situaciones climáticas como consecuencia de su distancia al continente, el control altitudinal de las precipitaciones y la diferente exposición entre las laderas norte y sur. El conocimiento de estos factores y su interacción es necesario para poder comprender la importancia que sobre la biología de las plantas pueden tener elementos tales como su situación en la cara a sotavento o barlovento de la isla, o su orientación. En este sentido, uno de los principales factores condicionantes de la vegetación en estas islas son los microclimas. Por ejemplo, las condiciones microclimáticas que suelen presentar los barrancos favorecen que determinadas especies amplíen sus rangos de distribución a lo largo de ellos. Como veremos en el próximo apartado (2.4.2.), en el caso de los tajinastes esto tiene como consecuencia el que en estas áreas se encuentren las principales zonas de hibridación entre varias de sus especies.

Las principales masas de aire que soplan sobre el Archipiélago Canario están asociadas al Anticiclón de las Azores, que está situado en el Atlántico Norte. Estas islas están sometidas todo el año a un régimen de vientos alisios con dos componentes: las capas bajas tienen una dirección NE y al desplazarse recogen humedad de las corrientes frías del océano, mientras que las capas superiores siguen una dirección NO y son secas y cálidas. Los alisios del NE, al chocar

contra la fachada septentrional de las islas, ascienden por las laderas condensándose progresivamente en nubes, hasta que se encuentran con los del NO. En ese momento frenan su ascenso y las nubes se acumulan formando bancos entre los 500(600)- 1.300(1.500) m.s.n.m. (FERNANDOPULLÉ, 1976; DEL ARCO *et al*, 2003). En aquellas islas que, como Gran Canaria, superan los 1.500 m de altitud, este estrato nuboso queda detenido. Por ello, en estas islas la orografía de la zona central determina contrastes climáticos muy marcados entre la vertiente norte, a barlovento de los alisios, caracterizada por unas condiciones húmedas, templadas y nubosas, y la vertiente meridional, a sotavento, seca y soleada (ITGE, 1992). De la misma manera, mientras que en la vertiente norte los alisios delimitan las diferentes zonas climáticas (área bajo nieblas, en la zona de las nieblas y sobre las nieblas), en la vertiente sur se produce un gradiente climático desde la costa hasta la cumbre (DEL ARCO *et al*, 2003).

Durante el invierno se suelen producir desplazamientos de los alisios por otros vientos del NO y del O, que están relacionados con depresiones invernales situadas sobre el Atlántico Norte. Son vientos cargados de humedad que en ocasiones pueden ir acompañados de abundantes precipitaciones. Cuando las depresiones se originan al sur de las Azores, pueden producirse fuertes precipitaciones debidas a vientos de SO que llegan cargados con masas de aire húmedo tropical. Por otro lado, el archipiélago también está bajo la influencia de vientos secos del SE provenientes del Sáhara. Son vientos secos, calientes y cargados de polvo, que traen rachas de tiempo seco y baja visibilidad (FERNANDOPULLÉ, 1976). La sucesión de estas tres masas de aire (régimen de alisios, borrascas atlánticas y vientos saharianos) imprime un carácter voluble a la climatología de la región (MÁRZOL, 2002).

Las temperaturas, que oscilan entre 20° y 22°C, son mucho más bajas que las habituales en estas latitudes, como consecuencia de las corrientes frías de océano y de las corrientes de convección de la costa africana. El rango diario suele oscilar entre 5° y 7°C. Las temperaturas máximas mensuales se localizan

en agosto y las mínimas en enero (con medias que oscilan 18°- 24°C y 5°- 18°C, respectivamente, según la altitud). El control altitudinal de la temperatura es muy fuerte, y la exposición no afecta a las temperaturas medias pero sí a su rango diario (FERNANDOPULLÉ, 1976).

La situación climatológica general tiene como resultado unas precipitaciones escasas y variables, aunque los alisios imprimen un ritmo estacional al régimen invernal de lluvias. Como hemos visto, la pluviometría está controlada por el relieve y la exposición de las vertientes y, en general, su distribución es irregular: en las laderas norte la precipitación suele ser escasa en la franja litoral, con valores casi siempre inferiores a 350 mm anuales, que se incrementan gradualmente con la altitud, hasta 500-1.000 mm/ año, según la vertiente. En la zona de acumulación de nubes (500-1.500m) la precipitación horizontal es la forma de precipitación más común (ver referencias en SUÁREZ 1994), mientras que por encima de los 1.500 m las condiciones suelen ser secas y las pocas lluvias suelen ser consecuencia de invasiones de aire polar. En las pendientes del Sur hay dos zonas bien contrastadas. Hasta los 750 m se encuentra una zona árida, de bajas precipitaciones, que principalmente se deben a los vientos del SE. Por encima, las condiciones son más húmedas por las lluvias procedentes de incursiones del S y SO. La escasez de precipitaciones y, sobre todo, su discontinuidad, determinan que los barrancos estén secos durante la mayor parte del año, llevando agua sólo en época de grandes lluvias. En este caso, según su intensidad, pueden originar (aunque no es frecuente) grandes avenidas. En algunas ocasiones las precipitaciones se producen en forma de nieve en las cumbres (ITGE, 1992).

El número de horas de sol diarias encontradas en Gran Canaria con respecto a los datos habituales para su latitud muestran que en las laderas Norte, como consecuencia de los bancos de nubes, es menor que lo esperado, mientras que en las laderas Sur los valores se ajustan a los previstos. Asimismo, los valores de

evapotranspiración en las laderas del Sur son el doble que los encontrados en la zona Norte y decrecen con la altitud (FERNANDOPULLÉ, 1976).

Geología y geomorfología

Como ya comentamos en el capítulo anterior, las Islas Canarias son un archipiélago oceánico y, por lo tanto, de origen volcánico. Este origen, que en el caso de Gran Canaria se calcula que comenzó hace entre 13 y 14 millones de años (ARAÑA & CARRACEDO, 1978), se atribuye a la formación de una serie de fracturas locales de la corteza oceánica, originadas como consecuencia de la situación del archipiélago sobre un área tectónicamente inestable de la Placa Continental Africana (ROMERO *et al*, 1986).

La geología y geomorfología de Gran Canaria se configuraron a lo largo de una larga historia volcánica caracterizada por una gran variedad de materiales y mecanismos de emisión, y por la alternancia de fases de violenta actividad seguidas por largos períodos de reposo en los que predominaba la actividad de los agentes erosivos (SCHMINCKE, 1976; ROMERO *et al*, 1986; ITGE, 1992; SALAS PASCUAL, 2003).

Sobre la base del material acumulado mediante emisiones producidas a través de una serie de fracturas en la corteza, se fueron desarrollando las formas del relieve. Los procesos erosivos, que han sido muy intensos, han socavado una red de profundos barrancos que se disponen de forma radial, desde el centro de la isla hasta el mar (ROMERO *et al*, 1986). Estos barrancos, en ocasiones de enormes dimensiones, tienen importantes efectos sobre la vegetación. En muchos casos suponen auténticas barreras físicas entre sus laderas. Por ejemplo, en el estudio corológico exhaustivo de los táxones amenazados (Capítulo 3.4.) a veces se han definido como poblaciones independientes núcleos de plantas separadas por una distancia en ocasiones mucho menor de 1Km (apartado 3.4). En estos casos se ha considerado que aunque la distancia fuera de tan sólo

unos cientos de metros, las barreras orográficas son de tal magnitud que el flujo génico entre ambos núcleos posiblemente sea nulo en la actualidad. En otros casos, como ya hemos comentado, sus particulares condiciones microclimáticas suelen hacer de ellos vías de penetración de especies en altitudes infrecuentes para ellas y, por lo tanto, zonas de frontera en las que las formaciones vegetales se confunden.

A continuación vamos a realizar una breve descripción de la historia geológica de la isla. A través de ella se presentarán las principales formaciones geológicas que la caracterizan y a las que, a lo largo de este capítulo, haremos diversas alusiones.

En la historia geológica de Gran Canaria se distinguen dos grandes etapas: submarina y aérea (ITGE, 1992). La etapa submarina comenzó entre 30 y 35 millones de años y en ella se formó más del 80% del cuerpo de la isla, aunque esta etapa no aflora en superficie. Tras ella tuvo un largo período erosivo y en el Mioceno, hace unos 14 millones de años, comenzó una segunda etapa, aérea, que dura hasta la actualidad. Este etapa a su vez se divide en tres ciclos:

- Ciclo I. Se desarrolló en el Mioceno (10-15 m.a.). En él se produjo la extrusión de un inmenso volumen de lavas, que conformaron el denominado *Escudo basal*. Primeramente tuvo lugar un conjunto de emisiones básicas (13-14 m.a.), que conformaron la *Formación basáltica I*. Les siguió un período erosivo, tras el que sucedieron varias emisiones sálicas (13,1-10 m.a.). Estas emisiones conformaron las *Formaciones traquítico, riolítico y fonolítico- traquítica*. Finalmente tuvo lugar un período de reposo tras el cual tuvieron lugar nuevas erupciones. Como resultado aparecieron las *Formaciones de sienitas alcalinas* y de *cone-sheet*.
- Ciclo II o Roque Nublo. Sucedió durante el Plioceno (5-3,7 m.a.), tras un amplio período de reposo volcánico y fuerte actividad erosiva de casi 5

m.a. Superficialmente se extendió de manera radial desde el centro de la isla hacia todos los sectores, pero principalmente hacia el NE y el S. Actualmente su extensión está muy reducida porque sus materiales fueron erosionados o recubiertos por otros posteriores, quedando los primeros bastante restringidos a la zona centro y NE de la isla. La composición litológica de sus materiales abarca un amplio espectro, desde extremadamente básicos y subsaturados, como basanitas y nefelinitas, hasta altamente sálicos y diferenciados, como las traquitas y fonolitas. Estructuralmente estos materiales también son muy diversos e incluyen lavas, brechas, depósitos epiclásticos y materiales intrusivos.

- Ciclo Post- Roque Nublo y Episodios Recientes (3 m.a. hasta la actualidad). Comenzó casi a continuación del anterior, tras un paréntesis erosivo relativamente corto (0,6-1 m.a.), y se extendió sin grandes interrupciones hasta bien entrado el Cuaternario. Además de emisiones volcánicas, restringidas al NE de la isla, este período se distingue por una serie de deslizamientos gravitacionales que abarcan un gran lapso de tiempo. Este ciclo se caracteriza por la emisión de una serie más alcalina que las anteriores y volumétricamente menor, que durante los Episodios Recientes conformaron un conjunto de volcanes en la zona NE.

Tectónicamente todas las emisiones volcánicas en Gran Canaria estuvieron controladas por un desplazamiento OSO-ESE de las áreas principales de erupción, reflejo de una tectónica alpina más amplia que afectó a todo el archipiélago.

Desde el punto de vista de la edad de los materiales, Gran Canaria puede dividirse en dos regiones separadas por una línea NNO- SSE: la región Neocanaria y la Paleocanaria. La región Paleocanaria se sitúa en el SE de la isla. En ella predominan los materiales del Ciclo I (Mioceno), conformando los relieves más masivos, los valles más amplios y con mayores encajamientos, y las

superficies con mayores desarrollos. La región Neocanaria se localiza en el NO. En ella predominan los materiales más recientes (desde el Plioceno hasta la actualidad) y es donde mejor se conserva la morfología volcánica. Se trata de afloramientos apoyados sobre un sustrato de materiales del Ciclo I fuertemente erosionados. A través de su red de drenaje fósil se canalizaron las emisiones del Ciclo Roque Nublo. Ocasionalmente afloran, sin recubrimiento desde su diferenciación, materiales del Ciclo I.

Edafología

Es universalmente conocida la importancia de los suelos sobre la vegetación y, como tal, se ha considerado imprescindible su consideración tanto para una correcta definición de la corología de las especies, como para la selección y descripción de las poblaciones. En el caso de Gran Canaria, todos los suelos son de origen volcánico y en ellos se incluyen las siguientes clases (SALAS PASCUAL, 2003):

- *Suelos minerales brutos*
- *Suelos poco evolucionados (rankers)*
- *Andosoles*
- *Suelos empardecidos*
- *Suelos fersialíticos*
- *Suelos ferralíticos*
- *Vertisoles*
- *Aridisoles*

Las características de cada uno de ellos y su distribución general en la isla pueden consultarse en la tabla 2.4.1. del Anexo I.

Bioclimatología

En su estudio bioclimatológico y de series de vegetación de la isla, DEL ARCO *et al* (2002) diferenciaron tres termotipos, tres bioclimas, seis ombrotipos y veinte cinturones bioclimáticos.

Los termotipos, que se establecieron mediante el Índice de Termicidad Compensado (Itc), fueron los siguientes:

- T. inframediterráneo. Rodea la isla en un cinturón desde el nivel del mar hasta los 450 m en el N, 800 en el O y 850 en el S. Su límite superior se localiza en un valor de aproximadamente 450 para el CTi.
- T. termomediterráneo. Su límite superior oscila entre 950 m en la región Centro y Norte, y los 1.600 en la Sur. El valor superior del CTi es de 350.
- T. mesomediterráneo. Se sitúa por encima del termotipo anterior.

Los ombrotipos y bioclimas fueron determinados a través del Índice Ombrotérmico (Oi), y se establecieron las siguientes categorías:

a. Bioclimas

- B. oceánico- desértico ($O_i < 0,9$). Desde el nivel del mar hasta los 100-200 m en el N y más de 400m en el O y S.
- B. oceánico- xérico ($O_i = 2$). Alcanza hasta los 400m en el N, 900 en el O y más de 1000 en el S.
- B. oceánico pluviestacional. Se localiza en las zonas superiores al bioclima anterior.

Tabla 2.4.2. Distribución de los taxones en los distintos pisos bioclimáticos (según DEL ARCO et al., 2002, modificado). Táxones: ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

PISO BIOCLIMÁTICO	SERIE DE VEGETACIÓN CLIMATÓFILA	PRESENCIA DE LOS TAXONES			
		ED	EC	EO	EOS
Inframediterráneo desértico hiperárido	<i>Euphorbia balsamiferae sigmetum</i>	*			
Inframediterráneo desértico árido	<i>Euphorbia balsamiferae sigmetum</i>	*			
Inframediterráneo xérico semiárido-inferior	<i>Aeonio percarnei- Euphorbia canariensis sigmetum</i>	*		*	*
Inframediterráneo xérico semiárido- superior	<i>Pistacio- Oleo cerasiformis sigmetum</i>	*		*	
Inframediterráneo pluviestacional seco (con nubes del alisio)	<i>Visneo mocanerae- Arbuta canariensis sigmetum</i>	*	*		
Termomediterráneo xérico semiárido- inferior	<i>Pistacio- Oleo cerasiformis sigmetum</i>	*		*	
Termomediterráneo xérico semiárido- superior	<i>Pistacio- Oleo cerasiformis sigmetum</i>	*		*	
Termomediterráneo pluviestacional seco (con nieblas del alisio)	<i>Visneo mocanerae- Arbuta canariensis sigmetum</i>	*	*		
Termomediterráneo pluviestacional seco- inferior (sin nieblas del alisio)	<i>Pistacio- Oleo cerasiformis sigmetum</i>	*		*	
Termomediterráneo pluviestacional seco- superior (sin nieblas del alisio)	<i>Pino canariensis sigmetum</i>	*		*	
Termomediterráneo pluviestacional subhúmedo (con nieblas del alisio)					

b. Ombrotipos

- O. hiperárido ($O_i < 0,3$). Aparece en puntos del S y NO, en un rango altitudinal inferior a 50m.
- O. árido ($O_i < 0,9$). Comparte el límite superior con el bioclima desértico.
- O. semiárido ($O_i = 2$). Coincide con el bioclima xérico y se divide en una zona superior cuya vegetación potencial sería el bosque termófilo, y una inferior donde potencialmente serían cardonales.
- O. seco ($O_i = 3$). Alcanza los 700 m en el N y los 1.200 en el E, S y O.
- O. subhúmedo ($O_i < 5,5$)
- O. húmedo. Sólo aparece entorno a los 1.500 m y en exposiciones N.

En función de los diferentes tipos de bioclimas, termotipos, ombrotipos, así como de la presencia o ausencia de nieblas del alisio, se definieron las veinte categorías de bioclimas que se detallan en la tabla 2.4.2.

Fitosociología

En el mismo trabajo, DEL ARCO *et al.* (2002) definieron seis series de vegetación climatófila en la isla y su distribución en función de los pisos bioclimáticos (ver tabla 2.4.2.). Escuetamente, estas series son:

- *Euphorbietum balsamiferae* (Sunding, 1972). También conocida como “tabaibal dulce”. Es una asociación endémica de Gran Canaria. Su área potencial son los cinturones inframediterráneos hiperáridos y áridos desérticos.

Fisionómicamente se caracteriza por la presencia de la tabaiba dulce (*Euphorbia balsamifera*). Esta asociación se encuentra muy degradada por la presión agrícola y la gran expansión urbana e industrial a que han sido sometidas las zonas costeras, que son su hábitat. Las principales asociaciones de sustitución son *Launaeon-Schizogynion* y *Chenoleo tomentosae-Suaedetum vermiculatae*.

- *Aeonio percarnei-Euphorbietum canariensis* (R. Godoy & Steve 1965, Sunding 1972). Denominada “tabaibal-cardonal”, se trata de otra asociación endémica de Gran Canaria. Su área potencial es el cinturón inframediterráneo bajo semiárido-xérico. Fisionómicamente está representado por el cardón (*Euphorbia canariensis*) cuando las condiciones ambientales son óptimas (“cardonal”), y por la tabaiba amarga (*Euphorbia regis-jubae*) cuando están degradadas (“tabaibal amargo”). Su distribución actual comprende un cinturón que se extiende desde el límite entre el tabaibal dulce hasta el comienzo de la serie siguiente (*Pistacio lentisco-Oleo cerasiformis*). En la actualidad esta asociación se encuentra muy degradada y está confinada en pendientes rocosas escarpadas.

- *Pistacio lentisco-Oleetum cerasiformis* (Del Arco, Salas, Acebes, Marrero, Reyes-Betancort & Pérez de Paz, 2002). De nuevo nos encontramos con una asociación endémica gran Canaria. Su área potencial forma un anillo entre el tabaibal-cardonal y la siguiente serie (*Visneo-Arbutetum canariensis*), ocupando una franja que alcanza 900 m en el NO, 500 en el N y 600-700 en el E. Fisionómicamente esta asociación corresponde a un bosque xérico que depende del árbol dominante: en los “acebuchales” es la *Olea europaea* ssp. *cerasiformis*, en los “almacigales” la *Pistacia atlantica*, en los “lentiscales” la *Pistacia lentiscus* y en los “sabinales” el *Juniperus turbinata* ssp. *canariensis*. Actualmente su representación es muy escasa, por la radical transformación humana del territorio. Como matorrales de sustitución se pueden encontrar jarales (*Euphorbio-Cistetum monspeliensis*), matorrales nitrófilos de la asociación *Artemisia-Rumicetum lunariae* y hierbas perennes de la *Cenbro-Hyparrhenietum birtae*.

- *Visneo mocanerae-Arbutetum canariensis* (Rivas-Martínez, Wildpret, Del Arco, O. Rodríguez, P. Pérez, García-Gallo, Acebes, T.E. Díaz & Fern. Gonz. 1993). Esta formación, que se conoce como “bosque de laurel seco siempreverde”, es una asociación típica de las canarias occidentales. Su territorio potencial en Gran Canaria abarca las laderas N de la isla. Se distribuye sobre el área del bosque xérico mediterráneo, bajo la influencia de los alisios húmedos, hasta el dominio del bosque de laurel húmedo. Fisionómicamente corresponde a un bosque xerófilo denso. En la actualidad sólo persisten pequeños fragmentos en pendientes empinadas. Su matorral de sustitución lo constituye la asociación *Rhamno-Hypericetum canariensis*.

- *Lauro azoricae-Persetum indicae* (Oberdorfer ex Rivas Martínez, Arnáiz, Barreno & Crespo, 1977). El “bosque de laurel húmedo siempreverde” es, como en el caso anterior, una asociación característica de las canarias occidentales. Su área potencial está definida por los alisios más persistentes en las laderas N de la isla, sobre el bosque de laurel seco y bajo el pinar. Fisionómicamente es un bosque mesofítico. Las talas masivas lo han reducido a unos pocos relictos, muy empobrecidos, situados en laderas escarpadas y valles húmedos. Como matorral de sustitución se encuentra el “fayal-brezal” (*Myrico-Ericetum arboreae*) también de presencia muy reducida, y algunas formaciones arbustivas caracterizadas por las especies dominantes: “escobonales” (*Chamaecytisus proliferus* ssp. *proliferus* var. *canariae*), “codesares” (*Adenocarpus foliolosus*) y “retamares” (*Teline microphylla*), acompañados por parches de zarzas (*Rubus ulmifolius*), helechales de *Pteridium aquilinum* y prados nitrófilos de *Echio-Galactition*.

- *Pinetum canariensis* (Ceballos & Ortuño ex Sunding, 1972). Se trata de una asociación de “pinar” de los pisos termo y mesomediterráneo, propia de Gran Canaria. Su área potencial se extiende sobre el bosque húmedo de laurel en las laderas N, donde son frecuentes las heladas invernales y predominan los alisios secos, mientras que en el S se extiende sobre el área climatófila de los bosques termófilos. Fuera de esta área se sigue extendiendo sobre sustratos sálicos en la

mitad SO de la isla. Fisionómicamente se trata de un bosque oligoespecífico. Dentro de su área potencial hay una amplia representación de la *Telino-Adenocarpion*, especialmente en el N menos árido y en la zona de la cumbre, y de escobonales en el SE. Como matorrales de sustitución se encuentran el jaral (*Euphorbia regis-jubae*- *Cistetum monspeliensis*) y, en suelos nitrófilos, la asociación *Artemisio-Rumicion lunariae*.

2.4.2. CONTRIBUCIONES A LA COROLOGÍA DE LOS TÁXONES NO AMENAZADOS

En las figuras 2.4.2. a 2.4.5. se muestran los mapas con la distribución actualizada de los cuatro táxones sobre una malla UTM 5x5, y la localización de las poblaciones naturales seleccionadas sobre una malla UTM 1x1. En la tabla 2.4.2. se muestra la distribución de los táxones en relación a los diferentes pisos bioclimáticos y a las series de vegetación climatófila.

Como ya hemos explicado, los resultados correspondientes al estudio de los táxones amenazados (*E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*) se exponen en el apartado 3.4. del Capítulo 3, como parte del estudio realizado para el proyecto AFA. Con respecto a los otros dos táxones, no amenazados:

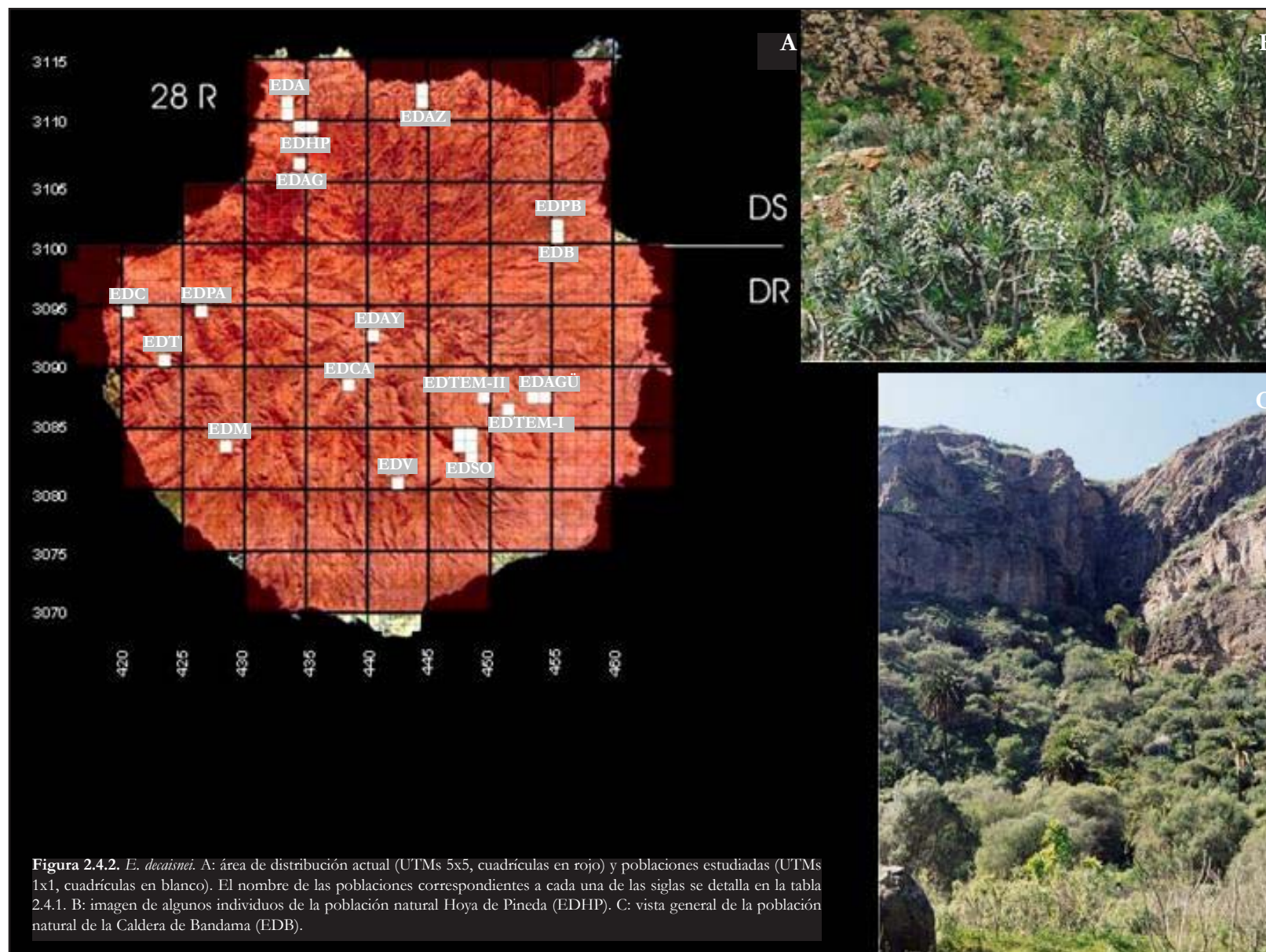
- *E. decaisnei*. Su distribución básicamente coincide con la descrita por BRAMWELL (1972), según la cual “habita desde las zonas xerofíticas hasta las de baja montaña, entre los 100 y 1.000 m.s.m. Es abundante y con frecuencia dominante sobre amplias zonas del suroeste de la isla, y también es frecuente en la cara norte, siempre en comunidades de tabaibas (*Euphorbia* sp.). En las regiones secas del sureste de la isla su presencia es más rara y tiende a ser sustituido en los hábitats más secos por *E. onosmifolium*”. No obstante nuestras observaciones amplían su área de distribución a prácticamente toda la isla, habiéndose observado su presencia por encima de los 1.000

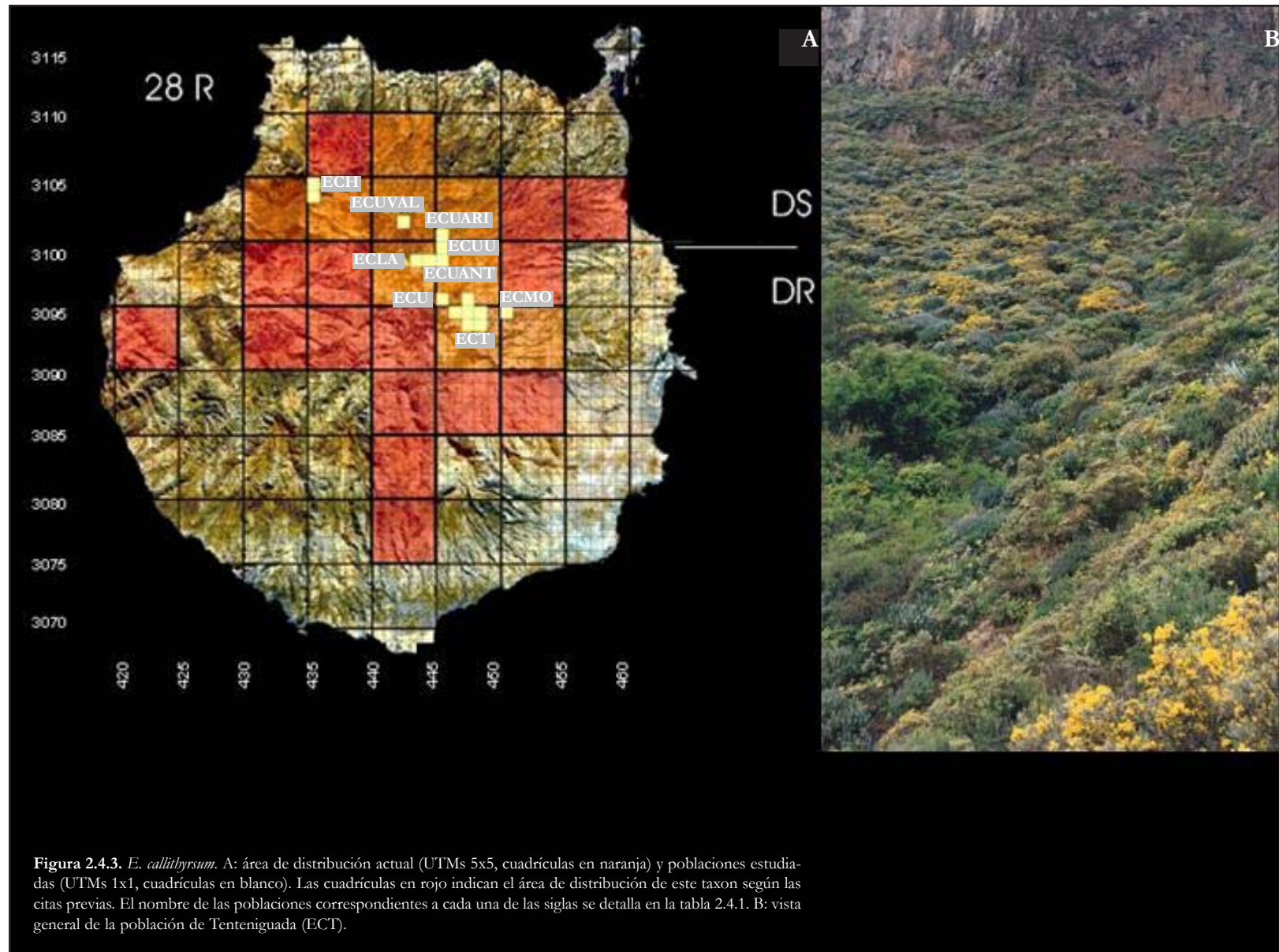
m.s.m. (aunque nunca hasta las zonas más altas de la cumbre). Por su ubicuidad habita sobre prácticamente todos los tipos de sustrato, orientaciones, pisos bioclimáticos (tabla 2.4.2.) y series de vegetación.

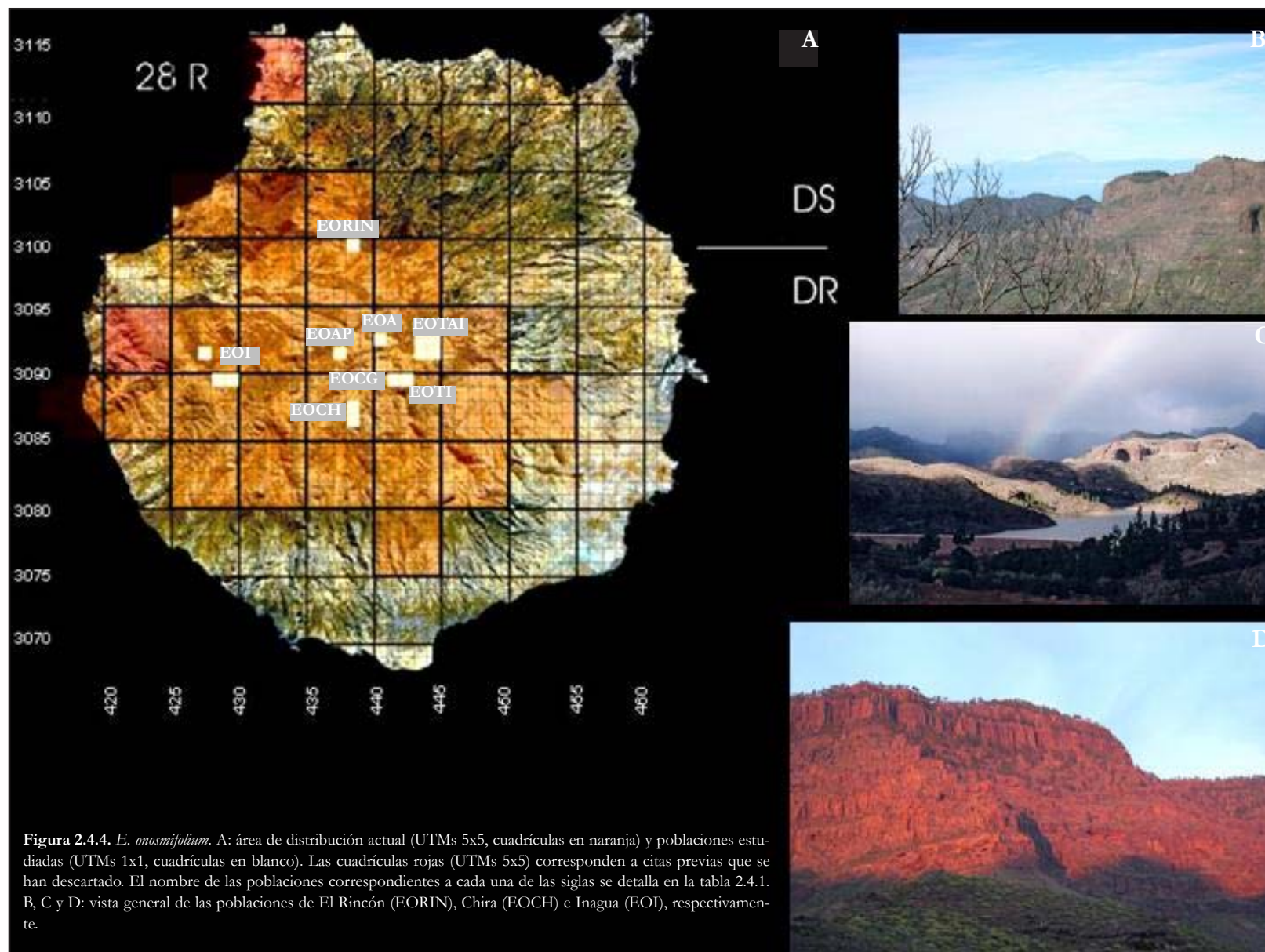
- *E. onosmifolium*. Se considera que las citas dadas para el macizo montañoso *El Cedro- Horgazales* (MONTELONGO & MORALEDA, 1979; SANTOS & FERNÁNDEZ, 1981) se deben a una confusión taxonómica con *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Asimismo, se ha comprobado que la única cita para este taxon en la región Norte de la isla (*Montaña de Amagro* -BELTRÁN *et al.*, 1996 y 1999-) corresponde a una población cultivada. Por lo tanto, todas estas citas se han considerado *descartadas* (ver Capítulo 3, apartado 3.3.).

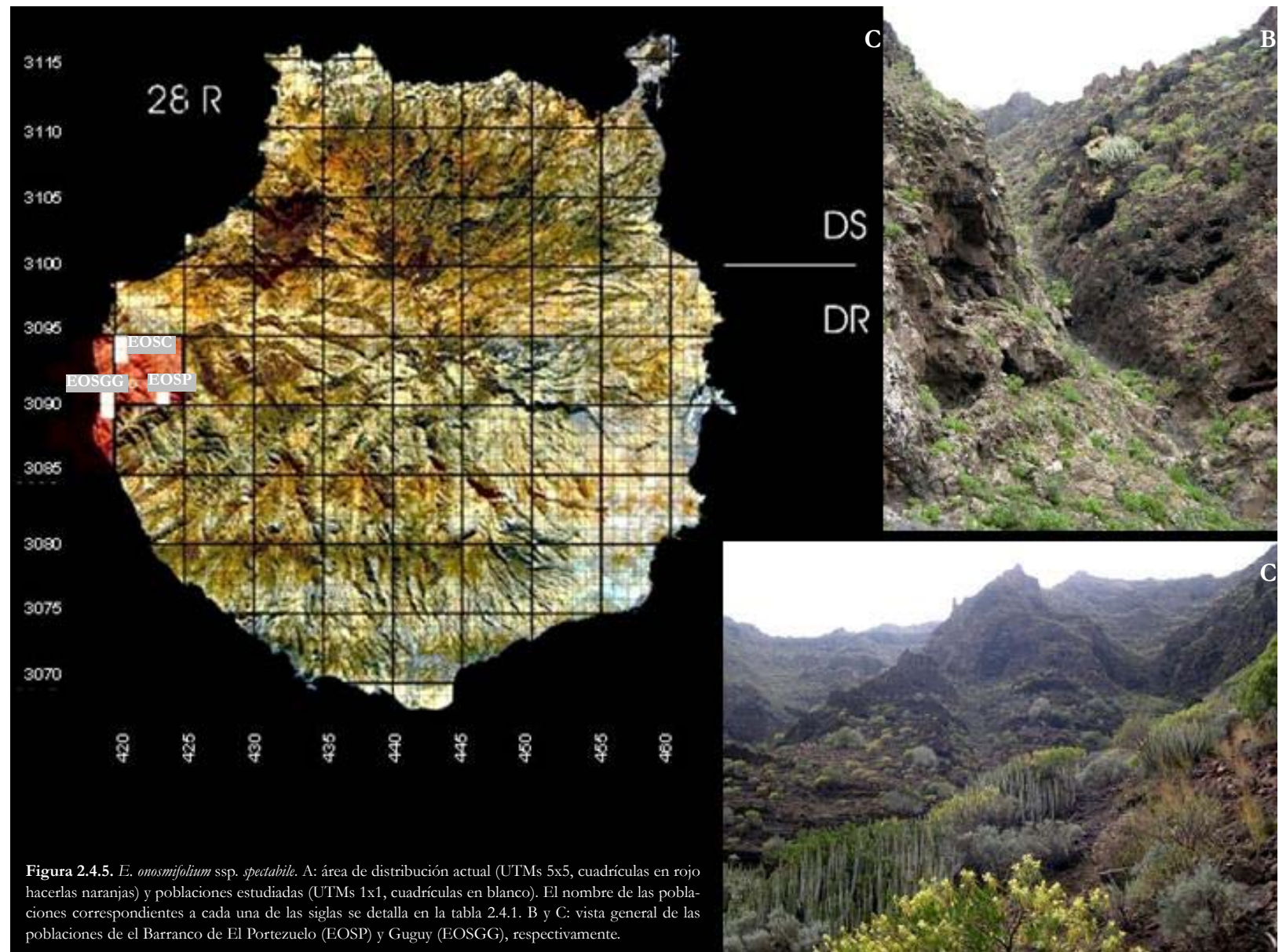
Ecológicamente *E. onosmifolium* se caracteriza por habitar en la región Paleocanaria de la isla, entre los 400 y los 1.950 m.s.m. Ocupa áreas muy secas (termotipo: termo/ mesomediterráneo; ombrotipo: seco/ subhúmedo) (tabla 2.4.2.), situadas sobre materiales originados en el Mioceno Superior durante las Formaciones Sálidas del Ciclo I. El tipo de suelo puede variar según las zonas. Así, mientras que en las zonas S y SO de su distribución predominan las asociaciones entre litosoles y suelos marrones, en las zonas centrales y del Oeste son más frecuentes las asociaciones entre litosoles y rankers, o entre suelos pardos y rankers. Climáticamente estas áreas corresponderían a zonas de tabaibalcardonal, bosques xéricos o pinares, aunque que en general se trata de áreas fuertemente degradadas, que actualmente se encuentran ocupadas por diferentes etapas de sustitución.

Se ha observado que con frecuencia suceden hibridaciones en las zonas comunes de distribución de los cuatro táxones. En concreto se han observado los siguientes híbridos:









- *E. decaisnei* × *E. callithyrsum*. Aparecen de manera muy puntual en la población natural de *E. callithyrsum* de Tenteniguada, y con más frecuencia a lo largo del Barranco de Guayadeque.
- *E. decaisnei* × *E. onosmifolium*. La presencia de estos híbridos es bastante frecuente, concretamente entre los 300 y los 700 metros a lo largo de las laderas de los barrancos del Sur de la isla. Es decir, en la zona de confluencia de los límites inferiores de las poblaciones de *E. onosmifolium* con las zonas de fondo de barrancos, donde es muy frecuente la presencia de *E. decaisnei*. También es frecuente observarlos en el centro de la isla, en zonas de vertiente sur en torno a los 1.500 m.s.m. Su existencia ya había sido denunciada con anterioridad por BRAMWELL (1971).
- *E. decaisnei* × *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En todas las poblaciones naturales de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se ha observado la presencia de *E. decaisnei*, así como la existencia de híbridos entre ambas especies (figura 2.4.6.).
- *E. callithyrsum* × *E. onosmifolium*. Su presencia es frecuente en el Barranco de Guayadeque y en las laderas de la cara oeste de la Montaña Moriscos.

La identificación de estos híbridos no se fundamenta en un trabajo taxonómico de carácter sistemático, sino en observaciones *in situ* basadas principalmente en la morfología floral y foliar. La existencia de híbridos es un fenómeno frecuente en grupos que han sufrido radiación adaptativa reciente pues, aunque morfológicamente las diferencias puedan ser notables, genéticamente todavía no se han desarrollado en ellos mecanismos de aislamiento reproductivo (CRAWFORD, 1987). En el caso de los táxones leñosos del género *Echium* BRAMWELL, (1972a) ha descrito la existencia de otros híbridos en Canarias.

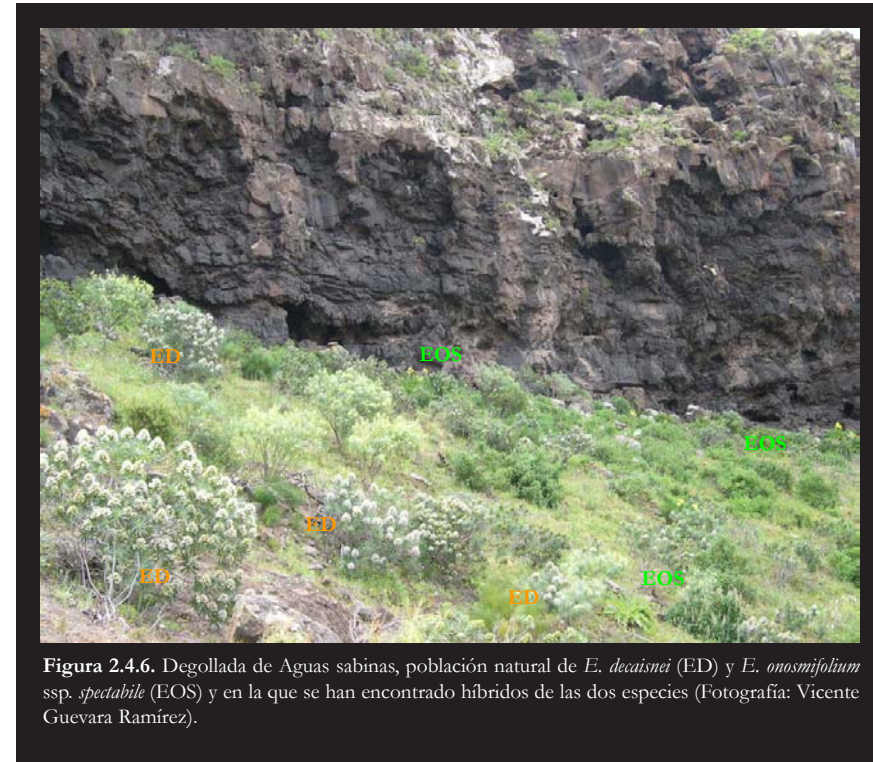


Figura 2.4.6. Degollada de Aguas sabinas, población natural de *E. decaisnei* (ED) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS) y en la que se han encontrado híbridos de las dos especies (Fotografía: Vicente Guevara Ramírez).

2.4.3. SELECCIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE LAS POBLACIONES NATURALES

Se seleccionaron un total de 37 poblaciones naturales (17 de *E. decaisnei*, 9 de *E. callithyrsum*, 8 de *E. onosmifolium* y 3 de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*), y se crearon 20 poblaciones cultivadas (11 de *E. decaisnei*, 4 de *E. callithyrsum*, 3 de *E. onosmifolium* y 2 de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*).

Los nombres de cada una de estas 57 poblaciones y las abreviaturas que de aquí en adelante se emplearán para designarlas se detallan en la tabla 2.4.3. Las características geográficas y bioclimáticas de las poblaciones naturales se muestran en la tabla 2.4.4. (Anexo I). Finalmente, los listados de especies acompañantes se pueden consultar en la tabla 2.4.5. (Anexo I).

A continuación se exponen brevemente las razones principales por las que se seleccionó cada una de estas poblaciones:

1. *E. decaisnei*. Dada la amplia distribución de este taxon, para facilitar la elección de las poblaciones y recoger convenientemente la diversidad de sus hábitats, se procedió a una sectorización previa de la isla en función de sus orientaciones y características geológicas generales. Dentro de cada uno de estos sectores, se seleccionaron aquellas poblaciones que mejor se adaptaban a los objetivos del estudio. Siguiendo este esquema, las poblaciones seleccionadas fueron:

a) Formaciones basálticas del Ciclo I

a.1) Vertiente Norte (noroeste): *Barranco de Agaete* (EDAG)

a.2) Vertiente Sur. Dado que en el sur el complejo basáltico del Ciclo I ocupa una mayor extensión, su muestreo se amplió a más poblaciones:

- Con orientación Suroeste: *Montaña de El Cedro* (EDC); *Degollada de Tasartico* (EDT); *Barranco de Mogán* (EDM).

- Con orientación Sureste: *Barranco de Fataga* (EDSO); *Temisas* (EDTEM-I)

b) Formaciones sálicas del Ciclo I

b.1) Vertiente Norte: *Montaña de Amagro* (EDA). El interés de esta población estriba principalmente en que se encuentra situada en uno de los pocos afloramientos sálicos de la vertiente oeste.

b.2) Vertiente Sur. Debido a la mayor extensión de este tipo de formaciones en la vertiente sur de la isla en sector se muestrearon más poblaciones:

- Con orientación Oeste: *Los Peñones del Amo- Barranco de Pino Gordo* (EDPA)

- Con orientación Sur: *Barranco de los Vicentillos* (EDV)

- Con orientación Este: *Temisas* (EDTEM-II)

c) Ciclo Roque Nublo:

c.1) Vertiente Norte: *Barranco de Azuaje* (EDAZ).

c.2) Zona central de la isla: *Ayacata* (EDAY). Se trata de una población conflictiva, como casi todas las de la zona centro de la isla, por la frecuencia de hibridaciones entre este taxon y *E. onosmifolium*. No obstante no se encontraron híbridos en ella, y por lo tanto fue seleccionada para contar con una muestra representativa este área.

c.3) Vertiente Sur: *Los Cercados de Araña* (EDCA) y el *Barranco de Fataga* (EDSO)

Tabla 2.4.3. Inventario de las poblaciones naturales estudiadas y sus correspondientes poblaciones cultivadas.

NOMBRE DE LA POBLACIÓN	ABREVIATURA	SIGLAS P. CULTIVADA	CÓDIGO CULTIVO JARDÍN
<i>E. decaisnei</i>			
Montaña de Amagro	EDA	EDAv	43/ 98; 194/99; 195/99
Presa de La Sorrueda	EDSO	EDSOv	25-feb
Bco. de Mogán	EDM	EDMv	58/02
Agaete	EDAG		
Agüimes	EDAGÜ		
Ayacata	EDAY	EDAYv	174/01
Bco. de Azuaje	EDAZ	EDAZ _J	158/ 00; 240/ 00; 142/01; 152/01
Caldera de Bandama	EDB	EDB _J	65/99*1; 69/99*1; 88/ 96*2; 1192/B/97*
Cercados de Araña	EDCA		
Mña. de El Cedro	EDC	EDCv	37/97*1; 75/02
Hoya Pineda	EDHP	EDHPv	41/02
Los Peñones del Amo	EDPA	EDPAv	35/02
Bco. de Los Vicentillos	EDV	EDV _J	89/02
Pico Bandama	EDPB		
Bco. de Tasartico	EDT	EDT _J	37/98;278/ 96*1; 49/02
Temisas-I	EDTE		194/ 99 (1) y 195/99 (5)
Temisas-II	EDTEM		37/ 97*1
<i>E. callistyrsum</i>			
Bco. de Antona	ECUANT	ECU _{AJ}	[181/99- 185/99]; 164/00; 151/01
Ariñez	ECUARI	ECUARI _V	292/I
El Hornillo- Fagagesto	ECH	ECHv	3/ 00
La Lechucilla	ECLE		
Lagunetas	ECL		
Bco. de Los Mocanes	ECMO		
Tenteniguada	ECT	ECT _J	229/99*1; 141/ 01
Utíaca	ECUU		
Valsendero	ECVAL		

NOMBRE DE LA POBLACIÓN	ABREVIATURA	SIGLAS P. CULTIVADA	CÓDIGO CULTIVO JARDÍN
<i>E. onosmifolium</i>			
Inagua	EOI	EOI _J	277/ 99*1
Ayacata	EOOA		
Ayacata- Pajonales	EOOAP		
Degollada de Cruz Grande	EOOCG		
Chira	EOOCH		
Taidía	EOOTA	EOTA _J	276/ 99; 142/00
El Rincón	EOORIN		
San Bartolomé de Tirajana	EOOTI	EOTI _J	319/ 97*1; 276/99; 59/99
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>			
Mña. de El Cedro	EOSC	EOSC _J	56/ 98; 201/ 00; 59/ 98
Guguy	EOSGG		
Bco. de El Portezuelo	EOSP	EOSPv	145/96; 218/01

d) Ciclo Post Roque Nublo:

d.1) Vertiente Norte: *Hoya de Pineda* (EDHP)

d.2) Vertiente Sur: *Agiüimes* (EDAGÜ)

e) Episodios recientes (Pleistoceno) : *Caldera* y *Pico de Bandama* (EDB y EDPB, respectivamente). La población de la Caldera de Bandama es el *locus classicus*.

2. *E. callithyrsum*. Las características ambientales de su distribución son bastante homogéneas, por lo que el muestreo se ha orientado hacia una representación de sus áreas más extremas y de las poblaciones más numerosas. Las poblaciones seleccionadas fueron:

- *Las Lagunetas* (ECL)

- *La Lechucilla* (ECLE)

- *Barranco de Los Mocanes* (ECMO).

- *Tenteniguada* (ECT). Es el *locus classicus* de la especie.

- *Barranco de Antona* (ECUANT).

- *Aríñez* (ECUARI).

- *Utáca* (ECUU).

- *Barranco de Valsendero* (ECVAL).

- *El Hornillo* (ECH).

3. *E. onosmifolium*. Al igual que *E. decaisnei*, dada la amplitud de su distribución se ha optado por realizar una sectorización previa para facilitar la selección

de poblaciones, fundamentalmente en función del tipo de sustrato geológico, diferenciándose:

a) Formaciones sálicas del Ciclo I:

- en la zona oeste se ha escogido la población de *Inagua* (EOI)

- en la zona centro las de *Ayacata- Pajonales* (EOAP), *Degollada de la Cruz Grande* (EOCG) y *Chira* (EOCH).

b) Formaciones del Ciclo Roque Nublo:

- como representante de la zona noroeste se escogió la población de *El Rincón* (EORIN).

- como representante de la zona centro la población de *Ayacata* (EOA). A pesar de que, como acabamos de comentar, en este área son frecuentes las hibridaciones entre este taxon y *E. decaisnei*, no se encontraron tales en esta población en concreto y por ello se seleccionó.

c) Formaciones del Ciclo Post Roque-Nublo y posteriores. Se han escogido dos zonas en el centro de la isla: *Taidía* (EOTAI) y *Tirajana* (EOTT) (ésta última coincide con el *locus classicus* de la especie).

4. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Se han muestreado todas las poblaciones conocidas, a excepción de la de la Montaña de Amurga por ser su acceso muy difícil y peligroso. El *locus classicus* de esta población es la Degollada de Tasartico, población que en este trabajo se ha denominado como Barranco de El Portezuelo por considerar que es el topónimo más adecuado para ella.

2.4.4. MÉTODOS NUMÉRICOS

Estudio estadístico descriptivo

Bajo este epígrafe haremos referencia al cálculo de la media como medida de centralización, y del error estándar y el rango (valores máximo y mínimo) como medidas de dispersión de las variables consideradas. En la descripción de estos resultados siempre se escribirán entre paréntesis y por este orden, la media \pm su error estándar (E.T.). En todos los casos se ha empleado el símbolo N como sinónimo de tamaño muestral.

Contraste de hipótesis(figura 2.4.7.)

En todos los casos en los que el tamaño muestral de alguna de las muestras era inferior a 30, el contraste se ha realizado siguiendo métodos no- paramétricos (ver punto 1), en el resto de los casos se ha seguido el protocolo que se detalla en el punto 2.

1. *Métodos no paramétricos*. La elección del test ha variado según si se comparaban dos o más muestras:

1.1. Comparación de dos muestras: si las muestras no estaban relacionadas, se ha empleado la prueba U de Mann- Whitney. En el caso de muestras relacionadas se ha empleado la prueba de los rangos con signo de Wilcoxon.

1.2. Comparación de más de dos muestras: si las muestras no estaban relacionadas, se ha empleado la prueba H de Kruskal- Wallis. En el caso de muestras relacionadas se ha empleado la prueba de Friedman.

2. *Métodos paramétricos*. Se ha seguido el siguiente protocolo:

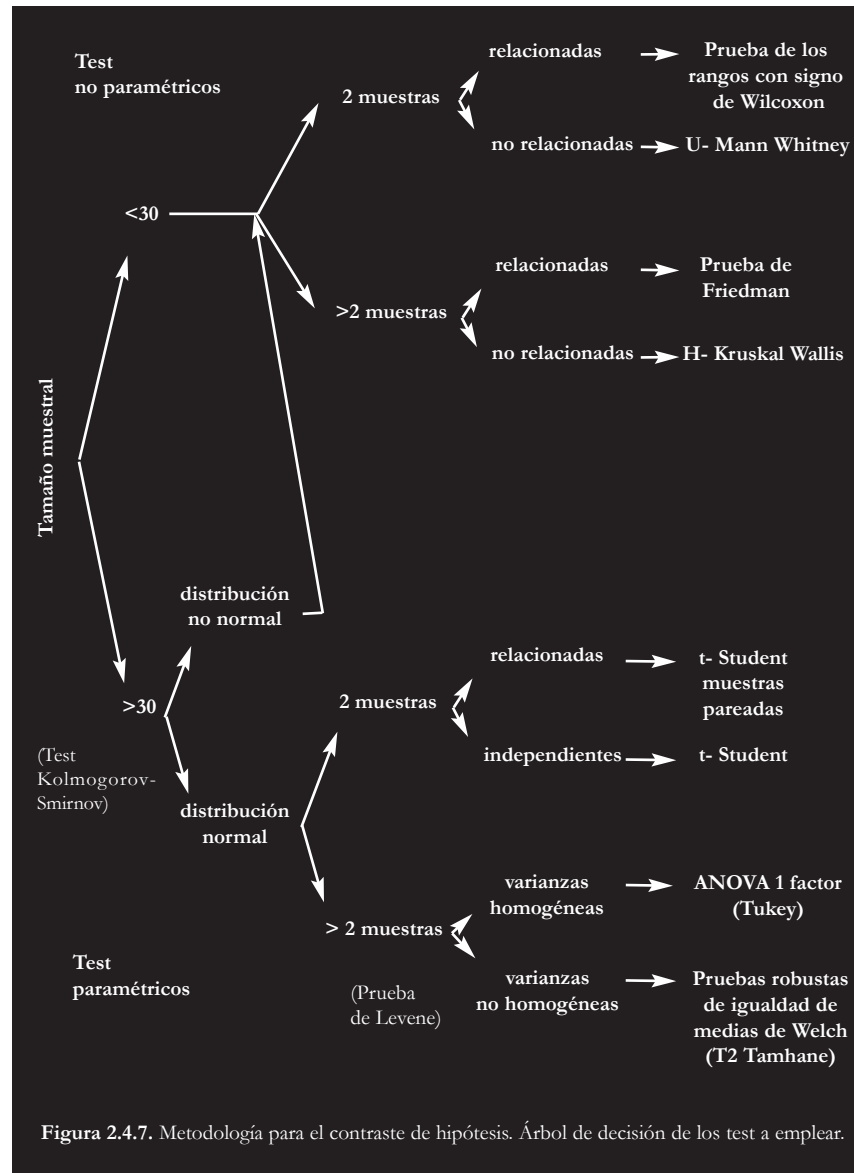
2.1. Comprobación de la normalidad de los datos mediante el test de bondad de ajuste a la distribución Normal de Kolmogorov- Smirnov. En aquéllos casos en los que todos los táxones mostraban distribución normal, se ha procedido al contraste conjunto de todas las muestras mediante el empleo de métodos paramétricos, según se detalla en el punto 2.2. En aquéllos casos en los que alguna de las muestras no presentaba distribución normal, se ha optado por el empleo de métodos no- paramétricos (ver punto 1) para todos los contrastes en los que incluía esta muestra, y de métodos paramétricos para el resto (ver punto 2.2).

2.2. La elección del test paramétrico de comparación de medias ha dependido de si el número de muestras a comparar eran dos o más:

2.2.a. Comparación de dos muestras: si las muestras eran independientes se ha empleado la prueba t-Student. En los casos en los que las muestras estaban apareadas, el test empleado ha sido la t- Student para muestras pareadas. En ambos casos se ha comprobado previamente la homogeneidad de las varianzas y en función del resultado obtenido se ha elegido el método correspondiente de cálculo de ambos test.

2.2.b. Comparación de más de dos muestras. En primer lugar se ha comprobado la homogeneidad de las varianzas, empleando para ello la prueba de Levene. De acuerdo con los resultados obtenidos se ha elegido el test de contraste:

- en aquéllos casos en que el resultado de la prueba de Levene no ha sido significativo (y, por lo tanto, se considera que las varianzas son homogéneas), se ha empleado la ANOVA de 1 factor como test de contraste de medias. En el caso de observarse diferencias significativas entre los grupos se ha empleado el test de Tukey para detectar entre qué par o pares de muestras se localizan dichas diferencias.



- en aquéllos casos en los que la prueba de Levene indicaba la existencia de diferencias significativas (varianzas no- homogéneas), se ha considerado más adecuado el empleo las pruebas robustas de igualdad de las medias de Welch. Cuando el resultado de estos test ha indicado la existencia de diferencias significativas, se ha empleado las comparaciones múltiples T2 de Tamhane para estudiar la existencia de diferencias significativas entre cada par de grupos.

El programa empleado para realizar todos estos análisis ha sido SPSS 11.0, versión 0.1, para Windows. En todos los casos el nivel de significación elegido ha sido $p = 0,05$.

Cuando se realizan sucesivos test de contraste sobre un mismo conjunto de casos y variables, la probabilidad de cometer un error de tipo II (rechazar la hipótesis nula cuando ésta es cierta) se incrementa. Los contrastes múltiples *a posteriori* que ofrecen los paquetes estadísticos suelen estar protegidos contra este efecto (p.e. el test de Tukey o la T2 de Tamhane). Sin embargo, en el caso del programa que hemos empleado (SPSS 11.0) la opción para realizar contrastes múltiples sólo contempla los contrastes paramétricos. Por ello, los contrastes múltiples no paramétricos han sido realizados “a mano”. En estos casos, para evitar que se produzca un incremento del error de tipo II se ha aplicado la Corrección Secuencial de Bonferroni (o Corrección de Rice; RICE, 1989).

Estudios de correlación

El método empleado ha sido un estudio de correlación bivariado mediante el Coeficiente de Correlación de Pearson. De nuevo el programa empleado ha sido SPSS 11.0, versión 0.1, para Windows. En todos los casos se han tenido en cuenta los niveles de significación 0,05 y 0,01.

Chitest

Chitest (ROMESBURG & MARSHALL, 1979) es un test alternativo al Chi-cuadrado. Se considera una opción más adecuada a este test cuando se emplean datos con observaciones infrecuentes, entendiendo por tales aquéllas cuya frecuencia esperada es igual o menor que tres, que generan inexactitudes en los valores tabulados de la distribución Chi-cuadrado. Este test genera por un procedimiento de Monte Carlo una distribución aleatoria de probabilidad a partir de nuestros propios datos. Para ello, se realizan una serie de generaciones aleatorias (*extracciones*) de estos datos, respetando en todas ellas una condición: la de mantener constantes el sumatorio de observaciones correspondientes a los distintos estados de las variables. Sobre la base de los resultados obtenidos, se construye una nueva distribución Chi-cuadrado de probabilidad esperada, sobre la que se contrastan los Chi-cuadrados observados de las distintas extracciones. De acuerdo con ello, el Chi-test ofrece un p-valor que permite contrastar la hipótesis nula de que las muestras se distribuyen aleatoriamente: para p-valores iguales o menores a 0,005 se rechaza dicha hipótesis, mientras que para p-valores iguales o superiores se acepta. En todos los casos, el número de extracciones realizadas ha sido de 10.000.

2.5. CONCLUSIONES

* Con respecto a la corología actual de los táxones no amenazados:

- Se ha ampliado el área de distribución de *E. decaisnei*, comprobando que su presencia es prácticamente ubicua en toda la isla.

- Se ha precisado la corología actual de *E. onosmifolium*. Se han descartado las citas correspondientes a las Montañas de Amagro y El Cedro- Horgazales, y se ha restringido su área de distribución a la región Paleocanaria, entre los 400 y los 1.950 m.s.m.

- Se da noticias por primera vez de la existencia de los siguientes híbridos:

- *E. decaisnei* x *E. callithyrsum*

- *E. decaisnei* x *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*

- *E. callithyrsum* x *E. onosmifolium*

* En relación con la selección de las poblaciones que serán objeto de estudio:

- En el caso de los dos táxones con una distribución más amplia (*E. decaisnei* y *E. onosmifolium*), los factores principales que finalmente han tenido un mayor peso en este proceso han sido la geología y la orientación.

-En el caso de *E. callithyrsum*, tanto por la homogeneidad ambiental de sus poblaciones como por el carácter altamente fragmentado de su distribución, se consideró más apropiado seleccionar un conjunto representativo de las localidades más importantes.

- En el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se muestrearon prácticamente todas las poblaciones conocidas.

Capítulo 3

Estado de conservación de los táxones amenazados

A mis amigos de Guguay Chico

*Y a mi querida Montaña de El Cedro,
cuyo recuerdo siempre me acompaña*

Quiero expresar mi especial agradecimiento a François Tapia, Nicolás Urdiales, Bernardo Navarro, Josefa Navarro Déniz, José Naranjo, Olga Fernández- Palacios, Vicente Guevara y Fidel Suárez, así como al personal del Centro de Planificación Ambiental del Gobierno de Canarias (CEPLAM), por la ayuda que me han prestado para poder llevar a cabo este estudio.

3.1. INTRODUCCIÓN

Base legal de la conservación de las especies vegetales en España y Canarias

En la década de los 80, a raíz de la creación de la *Estrategia Mundial para la Conservación* (ver Anexo II- apartado 3.1.), se promovieron una serie de nuevas legislaciones en materia de medio ambiente y conservación. En conjunto supusieron un cambio desde la gestión independiente de hábitats y especies hacia su gestión integrada, y la demostración de una mayor preocupación por la preservación de la biodiversidad.

Dentro de este marco nació el primero de los tratados internacionales que otorgan un tratamiento general a la gestión de la vida silvestre: el *Convenio relativo a la Conservación de la Vida Silvestre y del Medio Natural en Europa* (ver Anexo II- apartado 3.1.). Pero sin duda el fruto más importante, al menos dentro de la Unión Europea, fue al aprobación de la *Directiva 92/43/CEE, de 21 de mayo de 1992, relativa a la Conservación de los Hábitats Naturales y de la Fauna y Flora Silvestre*, más conocida como Directiva HÁBITATS. Esta directiva tiene por objeto contribuir a garantizar la biodiversidad mediante la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres en el territorio europeo. En ella se considera que “*para garantizar el restablecimiento o el mantenimiento de los hábitats naturales y de las especies de interés comunitario en un estado de conservación favorable, procede designar zonas especiales de conservación a fin de realizar una red ecológica europea coherente*”. El conjunto de dichas Zonas Especiales de Conservación (ZECs) constituirán la denominada *Red NATURA 2000*. Las ZECs estarán formadas por un conjunto de *Lugares de Importancia Comunitaria* (LICs) y, de acuerdo con la *Directiva 79/409/CEE* (directiva AVES), también incluirán las *Zonas de Especial Protección* (ZEPAs) designadas por los Estados Miembros (ver Anexo II- apartado 3.1.).

La legislación española fue pionera en este sentido, anticipándose a la Directiva HÁBITATS con la *Ley 4/1989, de 27 de marzo, de Conservación de los Espacios Naturales y de la Flora y Fauna Silvestres* (ver Anexo II- apartado 3.1.). Esta ley superpone por vez primera la ordenación de los recursos naturales sobre el ordenamiento sectorial. Además reorganiza los regímenes de protección de la *Ley 15/1975, de 2 de mayo, de Espacios Naturales Protegidos* en cuatro nuevas categorías y establece las medidas correspondientes para garantizar la conservación de la flora y fauna silvestres. Con respecto a este punto, la *Ley 4/1989* determina que “se atenderá preferentemente a la preservación de sus hábitats y se establecerán regímenes específicos de protección para las especies, comunidades y poblaciones cuya situación así lo requiera”.

Esta ley crea también el *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas* (ver Anexo II- apartado 3.1.), determina las categorías existentes en dicho Catálogo, las prohibiciones genéricas que conlleva la catalogación de una especie (ver Anexo II- tabla 3.1.1.), y establece la obligatoriedad de redactar Planes de Gestión para todas las especies incluídas en él. Asimismo posibilita en su artículo 30 la creación de *Catálogos de Especies Amenazadas en el ámbito autonómico*. Es importante señalar que el objetivo del *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas* no es sólo ofrecer un listado de especies protegidas, sino también determinar aquéllas que requieren medidas específicas y, mediante su catalogación, otorgarles el régimen jurídico necesario para poder aplicar dichas medidas.

Recientemente, la *Comisión Nacional de Protección de la Naturaleza* ha aprobado (17 de marzo de 2004) una serie de propuestas del *Comité de Flora y Fauna Silvestres* (VV.AA, 2004), referentes a:

1- La *Creación de un Catálogo Nacional de Especies Amenazadas y De Interés Especial* (CNEADI) (ver Anexo II- apartado 3.1.).

2- La *Creación de un Listado de Especies Extinguidas* fuera del Catálogo Nacional

3- Los *Criterios Orientadores para la Inclusión de Táxones y Poblaciones en Catálogos de Especies Amenazadas y en el Listado de Especies Protegidas de Interés Especial*. Estos criterios deben servir para evaluar la inclusión de especies tanto en el Catálogo Nacional como en los Catálogos Autonómicos y en dicho Listado.

En el contexto de la Comunidad Autónoma de Canarias, la legislación básica se recoge en el *Decreto Legislativo 1/ 2.000, de 8 de mayo, por el que se aprueba el Texto Refundido de las Leyes de Ordenación del Territorio de Canarias y de Espacios Naturales de Canarias* (ver Anexo II- apartado 3.1.). Dicha ley supone una adaptación del planamiento de los espacios naturales de la *Ley 12/1994, de 19 de diciembre* (BOCA nº 157, de 24.12.94) a los nuevos criterios de integración que propugna la *Ley 9/1999, de Ordenación del Territorio de Canarias* (BOCA Nº 61, 14/05/1999).

De acuerdo con el artículo 48 de este Decreto, “*los Espacios Naturales Protegidos del Archipiélago se integran en una Red en la que estarán representados los hábitat naturales más significativos y los principales centros de biodiversidad, con las categorías siguientes:*

- *Parques: Naturales y Rurales*
- *Reservas Naturales: Integrales y Especiales*
- *Monumentos Naturales*
- *Paisajes Protegidos*
- *Sitios de Interés Científico*

El artículo 244 de dicho decreto establece que las normas de declaración de los Espacios Naturales Protegidos podrán establecer *Zonas Periféricas de Protección*, “*destinadas a evitar impactos ecológicos o paisajísticos negativos procedentes del exterior*”. En el artículo 245 se contemplan, a efectos de lo prevenido en la legislación de impacto ecológico (*Ley 11/1990, de 13 de julio, de Prevención del Impacto*

Ecológico), las distintas consideraciones como *Áreas de Sensibilidad Ecológica* con respecto a los Espacios Naturales (ver Anexo II- apartado 3.1.).

En relación con la protección de las especies, al amparo de lo que establece la *Ley 4/1989*, en el año 2002 se creó el *Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias* (*Decreto 151/2002, de 23 de julio*), que mantiene las mismas categorías de la Ley básica estatal, así como el mismo tipo de medidas de protección y/o recuperación para cada una de ellas (ver Anexo II- apartado 3.1.).

En una esfera superior, ya en el ámbito supra-comunitario, España (y, por lo tanto, Canarias) se encuentran adheridas a diferentes programas internacionales. Entre ellos cabe destacar el *Programa Hombre y Biosfera (MaB)* de la UNESCO, la *Convención Internacional respecto a la Protección del Patrimonio Mundial, Natural y Cultural* (UNESCO, 1972), la *Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres* (Convenio CITES) o el *Convenio sobre la Diversidad Biológica* (ver Anexo III- apartado 3.1.).

Listas Rojas

Por otra parte, y dentro del marco de la protección de las especies, son varios los catálogos en los que se recogen listados de *especies amenazadas*. Dichos catálogos normalmente se conocen con el nombre de *Listas Rojas* y por lo general poseen carácter científico pero carecen de base legal. El ámbito de este tipo de inventarios es muy variado, desde listas de carácter muy local hasta otras de carácter internacional. Asimismo, los criterios de clasificación y las categorías empleadas para elaborar dichas listas son de naturaleza muy diversa. En ocasiones se basan en los de la legislación vigente o en los de otras listas rojas, pero hay organismos que desarrollan los suyos propios.

Las más conocidas de todas estas listas son las que con carácter internacional o regional elabora la Comisión de Supervivencia de las Especies de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Dichas listas se basan en una serie de criterios y categorías propios (ver Anexo II- tabla 3.1.2.), que han alcanzado un amplio uso internacional. Tanto la propia *Lista Roja* de la UICN, como sus *Criterios y Categorías*, se encuentran en un continuo proceso de revisión. Con respecto a España, existe una *Lista Roja de la Flora Vascular Española* 2000, elaborada por la Comisión de Flora del Comité Español UICN (VV.AA., 2000b) y parcialmente actualizada por el Proyecto A.F.A. (BAÑARES *et al.*, 2004, ver más adelante). Esta lista supone, entre otras cosas, una actualización de la elaborada anteriormente por BARRENO *et al.* (1984).

Problemas para la conservación de las especies vegetales en las Canarias. El caso de los táxones objeto de estudio

Del conjunto de los 2108 táxones que se calcula constituyen la flora vascular de las Islas Canarias (MARRERO *et al.*, 2005), 462 (es decir, el 21,9%) se consideran amenazados (0,2% *Extintos*; 4,3% *En Peligro Crítico*; 3,0% *En Peligro*; 12,4% *Vulnerables*; y 2,0% *Datos Deficientes*) (ver figura 3.1.1.) (VV.AA., 2000b; BAÑARES *et al.*, 2004).

Las principales causas de este elevado porcentaje tienen mucho que ver con la gran presión que sobre un territorio tan reducido (7.447 Km²) ejerce una población estable superior al millón y medio de personas, y un volumen medio de trece millones de turistas anuales (MACHADO, 2000; FERNÁNDEZ PALACIOS & DIAS, 2000; GARCÍA CASANOVA *et al.*, 2002). Entre los factores más importantes de amenaza actual, tanto de los hábitats como de las especies, se encuentran: la degradación y/o destrucción de la vegetación, que con frecuencia conduce a la fragmentación y a la reducción de los tamaños poblacionales; la introducción de nuevas especies; la ruptura de barreras natu-

rales, con el riesgo asociado de hibridación con especies autóctonas o exóticas; la erosión; el pastoreo; y la existencia de catástrofes naturales (SUTTON, 1976; BARRET & KOHN, 1991; FRANKHAM, 1997; FERNÁNDEZ- LÓPEZ & MARRERO GÓMEZ, 2000; FRANCISCO- ORTEGA *et al.*, 2000; RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ, 2000; DELGADO *et al.*, 2002; GARCÍA CASANOVA *et al.*, 2002; PÉREZ DE PAZ & LUCÍA SAUQUILLO, 2002; DUPONT *et al.*, 2004b; MARRERO *et al.*, 2005).

Frente a este estado de cosas, son varias las medidas adoptadas. Actualmente se calcula que el 40% de la superficie del Archipiélago Canario se encuentra protegida. Esta cifra es algo superior (42%) en el caso de Gran Canaria (<http://www.gobiernodecanarias.org/cmavot/espaciosnaturales>). Con respecto al número de especies protegidas, la lista del *Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias* asciende a unos 225 táxones de flora vascular. Esta cifra representa aproximadamente el 50% de los que se consideran amenazados (VV.AA., 2000b; BAÑARES *et al.*, 2004). Además, se han llevado a cabo diversos programas de recuperación de hábitats y especies (especialmente en el ámbito de los Parques Nacionales) (FERNÁNDEZ LÓPEZ & MARRERO GÓMEZ, 2000; MARRERO *et al.*, 2002) y se han multiplicado los esfuerzos para la conservación de la diversidad biológica. En este sentido cabe destacar el activo papel del banco de germoplasma del Jardín Botánico *Viera y Clavijo* (VILCHES *et al.*, 2004), o la reciente creación del *Banco de Datos de Biodiversidad* (MARTÍN ESQUIVEL *et al.*, 2002). Asimismo, cada día son mayores los esfuerzos que se realizan desde todos los estamentos para concienciar a la opinión pública sobre la necesidad que tenemos de mantener una actitud más respetuosa con el medio ambiente.

No obstante, a pesar de estos esfuerzos, son muchas las carencias. No están protegidos legalmente ni todos los espacios ni todas las especies que deberían estarlo. Muchos de los espacios y la mayoría de las especies protegidos no cuentan con los planes y/o los medios necesarios de protección. No existe un con-

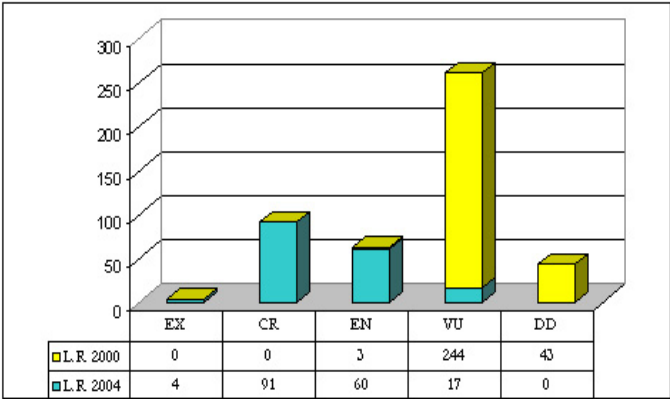


Figura 3.1.1. Número de táxones canarios amenazados. En azul se representan los táxones presentes en el Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España (BAÑARES *et al.*, 2004). En él se han empleado las categorías de clasificación según los criterios UICN 2001 tras un estudio de campo específico. En amarillo se representan los táxones los presentes en la Lista Roja (VV.AA., 2000) no incluidos en el Libro Rojo. La clasificación de estos táxones se hizo según los criterios UICN 1994, a partir de información bibliográfica y de herbario.

Tabla 3.1.3. Presencia de *E. callithyrsum* (EC) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* en los diversos catálogos legales y listas rojas de alcance nacional y autonómico (ver referencias en el texto).

	Grado de amenaza		Observaciones
	EC	EOS	
Catálogos legales			
Directiva HÁBITATS (Anexos II, IV y V)	-	-	
Convenio CITES	-	-	
Convenio BERNA	-	-	
Catálogo Nacional de Especies Amenazadas (y modificaciones posteriores, incluida la Orden 9 de julio de 1998)	-	-	
Orden de 20.02.91 sobre protección de especies de la flora vascular silvestre de la Comunidad Autónoma de Canarias	Anexo II	-	
Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias (Anexo II)	S	-	S= sensible a la alteración de su hábitat
Listas Rojas			
IUCN Lista Roja de los Táxones amenazados, 1997	V	V	V= vulnerable
Lista Roja de la Flora Vascular Española, 2000	EN (B1+2c)	EN (C2a)	
Listado de plantas endémicas, raras o amenazadas de España. BARRENO, E. <i>et al.</i> 1984.	V	R	V= vulnerable; R= rara
Libro Rojo de especies vegetales amenazadas de las Islas Canarias. GÓMEZ CAMPO <i>et al.</i> , 1996	V	V	V= vulnerable
Prioridades para la conservación de la diversidad genética en la flora de las Islas Canarias. BRAMWELL, D. & RODRIGO, J., 1982.	V (D)	-	Grupo D= géneros no endémicos con importantes subgéneros o secciones endémicas.

trol efectivo sobre la introducción de nuevas especies (MARRERO *et al.*, 2005). Además, en general, tanto la población como las propias instituciones están todavía muy lejos de creer realmente en la necesidad de cuidar del medio ambiente.

De los cuatro táxones estudiados se considera que *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se encuentran amenazados, pues ambos táxones están incluidos en diversas listas rojas (nacionales e internacionales - tabla 3.1.3.-). Sin embargo, a nivel legislativo únicamente se reconoce la precaria situación del primero de estos táxones, y esto sólo a nivel regional (mediante su inclusión en el Anexo II de la *Orden de 20 de febrero de 1991* y en el mismo anexo del Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias, en ambos casos bajo la categoría de *Sensible a la Alteración de su Hábitat*) (tabla 3.1.3.).

Respecto a las otras dos especies, sólo se ha encontrado la presencia en alguna *lista roja* de *E. onosmifolium* (GÓMEZ CAMPO *et al.*, 1996). No obstante, tanto este taxon como *E. decaisnei* aparecen en el Anexo II de la *Orden 20 de febrero de 1991*. El elevado número de poblaciones de ambas especies, así como su extensa área de ocupación y su gran número de individuos (ver Capítulo 2, apartado 2.4.2.) no parecen indicar, sin embargo, que se encuentren en estado de amenaza.

En el presente capítulo intentaremos profundizar en el estado de conservación de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* a través del estudio de sus poblaciones naturales. Este trabajo es el resultado de una colaboración realizada para la elaboración del *Proyecto Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España* (o Proyecto A.F.A.) (BAÑARES *et al.*, 2001, 2002 y 2004). Dicho proyecto se enmarca dentro del *Inventario Nacional de la Biodiversidad* como responsable de la parte referente a las plantas vasculares amenazadas del *Inventario Nacional de Hábitat y Táxones*.

3.2. OBJETIVOS

En este capítulo se persiguen dos objetivos generales:

1. Establecer cuál es el estado de conservación actual de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.
2. Determinar si es necesario tomar medidas para su conservación y, en este caso, cuáles son las más convenientes

Para alcanzarlos, se han definido los siguientes objetivos específicos:

1. Determinación de la corología actual de cada uno de estos dos táxones.
2. Censo del número total de individuos potencialmente reproductores de todas sus poblaciones naturales.
3. Identificación de los factores de amenaza.
4. Valoración del estado de conservación de cada una de las poblaciones naturales y de la eficacia de las medidas de conservación existentes, sobre el hábitat y la especie.
5. Diseño, en aquéllos casos en los que sea necesario, de nuevas medidas de conservación.

3.3. MATERIAL Y MÉTODOS

Para el desarrollo de estos objetivos se han seguido las pautas metodológicas detalladas en el *Manual de Metodología de Trabajo Corológico y Demográfico* (IRIONDO *et al.*, 2003), correspondientes al *Estudio Básico* del Proyecto A.F.A. Dicho estudio está constituido por cinco apartados principales, cuya metodología procedemos a explicar brevemente.

a) *Estudio corológico*. A su vez consta de dos partes: una síntesis de la información corológica previa y un trabajo de campo consistente en la ubicación y delimitación de todas las poblaciones conocidas. La síntesis corológica tiene como objetivo “*recoger, con la máxima exactitud y documentación posible, el área de distribución actual de cada planta*”. Para ello se procedió a realizar, para cada taxon, una revisión de los principales herbarios españoles y de la bibliografía existente. El conjunto de citas encontradas de esta manera se denominaron *citas previas*. Esta información se volcó, para cada taxon, en forma de *fichas preliminares*. En el caso de las dos especies que nos ocupan, tanto la recopilación de las *citas previas* como la elaboración de las *fichas preliminares* fue realizada por Bernardo Navarro. Esta información se encuentra disponible en el la *Base de Datos de Información Bibliográfica y de Herbario del Proyecto A.F.A.*, que está incorporada en el *Banco de Datos de Biodiversidad de la Dirección General para la Biodiversidad* del Ministerio de Medio Ambiente.

A partir de esta información se desarrolló el trabajo de campo. Éste consistía en la comprobación *in situ* de la presencia actual del taxon en cada una de las localidades correspondientes a las *citas previas*. En el caso de confirmarse la cita, se procedía a establecer la delimitación de cada núcleo poblacional. Se empleó para ello la malla UTM de 1 Km de lado. De forma ideal, “*cada población debería quedar cartografiada y rodeada de una banda continua de cuadrículas UTM de 1Km en las que se hubiera comprobado la ausencia del taxon*” (se entiende por “*población*” un “*conjunto de individuos de una especie que aparecen constituyendo un grupo de manchas contiguas*”).

o separadas por una distancia que se supone franqueable por los medios naturales de transporte de polen y dispersión de la planta”, IRIONDO *et al*, 2003). Esta banda continua se denominó *anillo de ausencia*.

b) *Estudio censal*. Únicamente se censaron individuos reproductores. Los censos se realizaron mediante recuento directo cuando el número de individuos era inferior a 2.500 y mediante estimaciones indirectas si era superior. En este último caso, el tipo de muestreo dependió de la naturaleza de las poblaciones. Concretamente, de si presentaban una distribución homogénea o no (en cuyo caso se llevaron a cabo muestreos estratificados), y de la densidad que tuviera la propia población (p.e. cuando se trataba de matorral disperso y de fácil acceso se pudieron realizar parcelas, mientras que cuando el tajinastal era muy denso se muestreó por transectos). En ocasiones, la inaccesibilidad del terreno obligó a que los muestreos tuvieran que llevarse a cabo mediante prismáticos y/o telescopio. En estos casos se realizó un recuento directo aunque, teniendo en cuenta los posibles errores que conlleva este método (ver más adelante), los resultados obtenidos por este sistema deben considerarse como estimaciones. En los censos realizados mediante estimaciones indirectas (parcelas o transectos), se contabilizaron todos los adultos reproductores que tuvieran alguna parte viva en el interior de las unidades de muestreo.

c) *Estudio sobre la biología y la ecología de los táxones*. Con respecto al primero de estos estudios no vamos a referirnos porque en los próximos capítulos los aspectos de la biología de estas plantas serán tratados con una profundidad mucho mayor que en el proyecto A.F.A. Con respecto al estudio ecológico, en cada una de las poblaciones naturales se estudiaron las mismas variables y se empleó la misma base cartográfica que en el caso de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* (ver Capítulo 2, apartado 2.3.).

d) *Determinación del estado de conservación de cada una de las poblaciones*. Se llevó a cabo mediante un doble estudio: de los factores de amenaza y de las medidas

de conservación. Con respecto a las amenazas, éstas se diferenciaron según diferentes tipos (p.e. desarrollo, acciones humanas, amenazas de origen biótico,...), si su naturaleza era *actual* o *potencial*, y el efecto que provocan (siguiendo en este punto los criterios de la UICN 2001, es decir, fragmentación, declinación, reducción y fluctuación) (ver figura 3.3.1.). En relación a las medidas de conservación, se llevó a cabo una recopilación de las acciones existentes en la actualidad. Se diferenciaron el tipo de medidas según si éstas eran sobre la población (ver más adelante) o sobre el hábitat (*protección; gestión pasiva; vigilancia; reconstrucción del hábitat; etc ...*). Dentro de las primeras se distinguieron medidas *in situ* (*seguimiento poblacional; protección física, vallado; reintroducción, reforzamiento o traslado; gestión poblacional; control de plagas; etc...*) y *ex situ* (*listados de protección legales; educación; cultivo y micro-propagación; almacenamiento en bancos de germoplasma; etc...*), así como si su efecto era a nivel de taxon o de población.

e) *Evaluación de las medidas de conservación existentes y diseño de nuevas propuestas*. Tras un análisis detenido de las fuentes de riesgo y de la efectividad de las medidas de conservación existentes para paliarlos, se procedió a valorar el estado de conservación de cada población. Para ello se empleó la escala de valoración que se detalla en la tabla 3.3.1. Tras este análisis, en los casos necesarios se realizó una propuesta de nuevas medidas de conservación.

De acuerdo con el método descrito, se visitaron la totalidad de las *citas previas*. La abrupta orografía del terreno así como la intensa matorralización que sufre (figura 3.3.2.) hizo que fuera extremadamente difícil acceder a pie a varias de las poblaciones, o a algunas zonas de ellas. En estos casos, las prospecciones y los censos tuvieron que ser realizados con prismáticos y/o telescopio. Este sistema suele provocar una infravaloración del número de ejemplares. Aunque en el *Manual de Metodología de Trabajo Corológico* se propone un sistema de correcciones para ello, no ha sido posible aplicarlo ya que dichas correcciones se basan en la realización de recuentos a distancias progresivamente menores y, normalmente, no fue posible realizar tales acercamientos. La dificultad de acce-

E3a Amenazas

Taxón **Población**
Equipo de trabajo **Fecha:** / /

TIPO DE AMENAZA

Desarrollo

- | | Actual | Potencial | Efecto (según UICN) | | | |
|---|--------------------------|--------------------------|---------------------|-------------|-----------|-------------|
| • Urbanización | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Obras de acondicionamiento | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Creación de nuevas vías de comunicación | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Transformación de cursos de agua | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Anegación por embalses | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Explotación minera o cantera | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Relleno de zona húmeda | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Drenaje y descenso de la capa freática | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |

Acciones humanas

- | | | | | | | |
|---|--------------------------|--------------------------|---------------|-------------|-----------|-------------|
| • Pisoteo y artificialización
(por visitas frecuentes, compactación del suelo, mutilación) | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Abandono de cultivo | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Transformación del modo de cultivo | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Pastoreo (uegos mantenimiento pastos, pisoteo, ramoneo) | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Herbicidas | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Explotación forestal | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Aclareo o siega | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Ausencia de aclareo | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Reforestación | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Deforestación | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Coleccionismo y recolección tradicional | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |

Amenazas de origen biótico

- | | | | | | | |
|--|--------------------------|--------------------------|---------------|-------------|-----------|-------------|
| • Competencia vegetal natural | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Competencia vegetal por especies exóticas | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Ausencia de agentes polinizadores | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Predación (semillas, frutos, flores y hojas) | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Parasitismo animal | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Parasitismo vegetal | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |
| • Hibridación | <input type="checkbox"/> | <input type="checkbox"/> | Fragmentación | Declinación | Reducción | Fluctuación |

Figura 3.3.1. Ejemplo del modelo de estadillo empleado para la toma de datos (tomado de IRIONDO et al., 2003).

Tabla 3.3.1. Valoración del estado de conservación de las poblaciones naturales (IRIONDO et al., 2003).

Valoración	Criterios
Bueno	No se ha detectado ninguna amenaza real y la población está libre de amenazas potenciales
Aceptable	Se han precisado riesgos reales sobre la población pero existen también medidas de conservación constatada (siempre que surtan efecto)
Preocupante	Existen amenazas reales y no hay medidas que las eviten
Alarmante	Hay certezas de que las amenazas detectadas eliminarán la población



Figura 3.3.2. El Hornillo, población natural de *E. callithyrsum*.

Tabla 3.3.2. Categorías y criterios de clasificación de las citas.

Categorías	Criterios		
	Existencia de cita previa	Confirmación presencia actual	Otros
1. Confirmadas (C)	?	?	-
2. No encontradas	?	-	-
2.1. Extintas (Ex)	?	-	Se dispone de información adicional que confirma la presencia anterior de la especie en las mismas localidades visitadas
2.2. Descartadas (D)	?	-	Se considera que muy probablemente las citas previas corresponden a errores de identificación taxonómica con otras especies

so, unida a la enorme extensión del área de estudio, ha sido también el motivo por el que en ningún caso se ha podido establecer con certeza el *anillo de ausencia* alrededor de las poblaciones.

Cuando en las localidades donde existía cita previa se ha comprobado la presencia del taxon, se ha considerado la cita como “*confirmada*”. A los problemas de accesibilidad se añadió que, en múltiples ocasiones, las citas disponibles no eran precisas, por lo que se fijó un tiempo máximo de exploración por localidad de unas cuatro horas, transcurrido el cuál se dio la cita por “*no encontrada*”. Las citas *no encontradas* se han clasificado a su vez en (tabla 3.3.2.):

- “*extintas*”: esta categoría se ha aplicado a aquellas citas en las que la población no fue encontrada y en las que además se pudo comprobar la presencia anterior del taxon en esa misma localidad
- “*descartadas*”: se han clasificado como tales las citas que se considera corresponden a un error de identificación con otras especies
- “*no descartadas*”: citas en las que a pesar de no haber sido localizada población alguna, no puede descartarse su presencia. Normalmente se trata de localidades de difícil acceso que, por lo tanto, no han podido ser rastreadas en detalle y que, además, suelen situarse en la vecindad de poblaciones confirmadas.

Finalmente, se han considerado como citas “*no confirmadas*” aquellas que han sido encontradas pero cuya adscripción taxonómica no está clara, y como citas “*nuevas*” a las nuevas localidades encontradas de las que no se disponía de cita previa

3.4. RESULTADOS

3.4.1. *E. CALLITHYRSUM*

Estudio corológico y censo de las poblaciones naturales

Los resultados generales se presentan en la tabla 3.4.1. del Anexo II. En ella, las citas se encuentran agrupadas según las “poblaciones” y las “poblaciones potenciales” (ver más adelante) a las que pertenecen. Considerando cada cita con independencia del tipo de cuadrícula UTM a la que se encuentra referida (1x1 ó 5x5 Km), de un total de 41 citas, 38 son previas (92,7%) y 3 nuevas (7,3%). Dentro de las primeras, 18 (43,9%) han sido confirmadas, 18 (43,9%) no han sido encontradas y 2 (4,9%) no han sido confirmadas. De las citas no encontradas, 3 (7,3%) han sido descartadas, 14 (34,1%) no han sido descartadas y 1 (2,4%) se considera extinta. Es decir, del total de citas existentes (incluidas las citas previas y nuevas), aproximadamente en la mitad de los casos (51,2%) se ha confirmado la presencia actual del taxon, mientras que en un 9,76% se ha comprobado su ausencia (citas descartadas y extintas). El resto (39,0%) está constituido por citas no descartadas o no confirmadas.

Si se tiene en cuenta el tipo de cuadrícula UTM de las citas, los resultados son muy dispares (ver figura 3.4.1.). Así:

a) Citas referenciadas en UTM 5x5: de un total de nueve citas, sólo una de ellas (*Cumbre de Tenteniguada*) (11,0%) ha sido confirmada. Del resto, seis (66,7%) no han sido encontradas y dos (22,2%) no han sido confirmadas. De las citas no encontradas, la mitad (33,3%) se han descartado y la otra mitad no. Concretamente:

- las citas de los *Barrancos de Tirajana y Fataga* se han descartado por considerar que muy posiblemente son el producto de una identificación incorrecta de

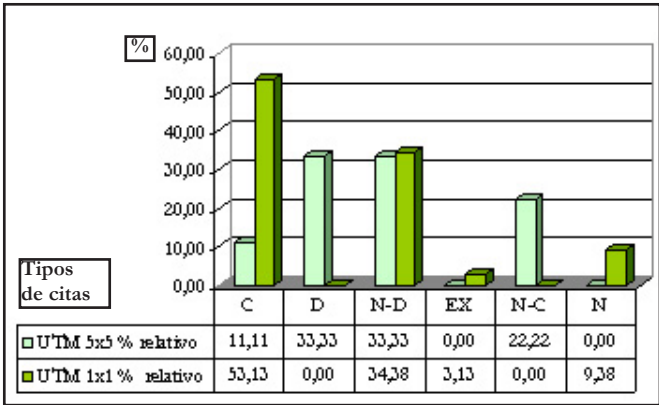


Figura 3.4.1. *E. callithyrsum*, resultados de la catalogación de las citas según estén referenciadas en UTM 1x1 ó 5x5. Tipos de citas: C= confirmadas; D= descartadas; ND= no descartadas; EX= extintas; NC= no confirmadas; N= nuevas.

híbridos de *E. onosmifolium* x *E. decaisnei* (cuya presencia es frecuente en estas zonas, especialmente entre los 300 y los 700 m.s.n.m) como *E. callithyrsum*. En el caso de la cita *Riscos entre las montañas de El Cedro y Horgazales, 600m*, se considera que posiblemente ha tenido lugar una confusión similar, pero en este caso consistente en la identificación errónea de individuos de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y/o híbridos *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* x *E. decaisnei*, como *E. callithyrsum*. Todas estas citas provienen de trabajos realizados por LID (1968) sobre la flora de las Islas Canarias.

- las citas *Barranco de Tejeda*, *Riscos de Chapín* y *Barranco de Ayacata*, se considera que probablemente también se deben a una confusión taxonómica (y, por lo tanto, se trata de citas descartadas). En este caso el error consistiría en una confusión de determinadas poblaciones de *E. onosmifolium* como *E. callithyrsum*. Se trata de unas poblaciones situadas en zonas especialmente húmedas, que pudieron ser erróneamente identificadas como pertenecientes a *E. callithyrsum* por la particular morfología de sus plantas (especialmente en sus hojas, mucho más anchas) y/o la marcada incidencia de formas heterocrómicas. No obstante, todas estas localidades albergan algún relicto de monteverde (SUÁREZ, 1994) y, por lo tanto, no se debe descartar la posibilidad de que en ellos puedan sobrevivir algunos individuos de *E. callithyrsum*. De ser esto cierto, habría que considerar la posibilidad de que las particularidades que presenta *E. onosmifolium* en algunas de estas localidades fueran consecuencia de un cierto grado de hibridación con esta especie (en cuyo caso estas citas deberían pasar a la categoría de no confirmadas).

Con respecto a las citas no confirmadas (*Barranco de Guayadeque* y *Juncalillo, hacia los Pinos de Gáldar*) se considera que tanto por la morfología de las plantas como por su localización geográfica, limítrofes con poblaciones confirmadas de *E. callithyrsum*, pueden tratarse de zonas de hibridación entre *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*, e incluso entre estos táxones y *E. decaisnei*. No obstante, sería

necesario realizar un estudio detallado que permitiera comprobar si realmente se trata o no de híbridos.

b) Citas referenciadas en UTM 1x1: de un total de 32 citas, 17 (53,1%) fueron confirmadas, 12 (37,5%) no fueron encontradas, 3 (9,4%) son nuevas (*Barranco de Los Tilos* y *Barranco de La Virgen*), y no hay ninguna no confirmada. De las 12 citas no encontradas, una (3,1%) se considera extinta (*Camino a Hoya del Gamonal, Roque Sardina* y *Roque Caído*), y las 11 restantes (34,4%) se consideran no descartadas. De entre estas últimas:

- la cita *Base de la Pared de el Roque Nublo* es un caso similar a los de las citas UTM 5x5 de los *Barrancos de Tejeda*, *Ayacata* y *Los Riscos de Chapín*.

- las diez restantes (*Baños de Agaete*; *N de Fagageto*; *Presa de Los Pérez*; *Barranco El Andén- Crrt. Cueva Corcho*; *Al O del Corazón de Jesús*; *Al N de Utiaca*; *Encima de S. Mateo, carretera a Valsequillo*; *La Lechucilla*; *Barranco de Tenteniguada*; *Barranco de Los Mocanes -28RDR5093-*) se encuentran en zonas limítrofes con poblaciones confirmadas. Aunque no se ha observado ningún individuo de *E. callithyrsum* en ellas, la cercanía a poblaciones actuales unidas a lo amplio y escarpado de estos barrancos (figura 3.3.2.) y a la inaccesibilidad por la matorralización de la mayoría de sus cauces (zarzas y cañas), hace que su presencia (individuos dispersos o pequeños núcleos poblacionales) no sea descartable (ver detalles en la tabla 3.4.1.- Anexo II). El resultado negativo de nuestros rastreos se puede considerar como un indicador de que estos núcleos poblacionales o bien se han extinguido o bien su tamaño actual es muy reducido.

Con respecto a las poblaciones nuevas (*Barranco de Los Tilos*, *Barranco de La Virgen* y *Utiaca*), en los tres casos se trata de núcleos poblacionales muy pequeños (tabla 3.4.1.- Anexo II). A pesar de que en todos ellos el hábitat es típico de la especie, su reducido tamaño y el hecho de que se encuentran situados entre

tierras de labor hace cuestionable su origen natural, pero no disponemos de más información en este sentido.

Analizando conjuntamente todos estos resultados, destacan las siguientes cifras (tabla 3.4.2.):

- en el 51,2% de las citas actuales se ha confirmado la presencia del taxon. El 43,9% de ellas son citas previas y el 7,3% son nuevas citas. Dentro de las primeras, el 94,4% proceden de citas referidas a UTM's 1x1, mientras que el 5,6% proceden de citas referidas a UTM's 5x5.

- el 43,9% de las citas previas no han sido encontradas. De ellas el 33,3% corresponden a citas referidas a UTM's 5x5 y el 66,7% a UTM's 1x1. Del conjunto de citas no encontradas, el 7,3% se consideran descartadas (el 100% de las cuales proceden de citas en UTM 5x5), el 34,1% no descartadas (de las que el 78,6% proceden de citas en UTM's 1x1), y el 2,4% corresponden a citas extintas (correspondientes a una única cita en UTM 1x1).

- las citas no confirmadas suponen el 4,9% del total, y todas ellas provienen de citas referidas en UTM's 5x5.

Parece evidente, por tanto, que la información referenciada en las cuadrículas UTM 1x1 es no sólo más precisa a nivel de localización geográfica, sino también mucho más exacta en su contenido. La totalidad de estas citas provienen o han sido confirmadas por Carlos Suárez durante la elaboración de su tesis sobre los relictos actuales del monte verde en Gran Canaria (SUÁREZ, 1994).

Tras comprobar *in situ* cada una de las citas, se procedió a realizar los censos. Estos se llevaron a cabo de manera independiente para cada población, que fueron las siguientes: 1. *Barranco de Los Tilos*; 2. *El Hornillo- El Sao*; 3. *Barranco Hondo*; 4. *Barranco de La Virgen*; 5. *Barranco de Valsendero*; 6. *Barranco de El Andén*; 7. *San Isidro- Cruce de Ariñez*; 8. *Utíaca*; 9. *Barranco de Las Lagunetas*; 10. *Barranco*

de Antona (La Capellanía); 11. *La Lechucilla*; 12. *Tenteniguada*; 13. *Barranco de Los Mocanes*; y 14. *Barranco de Los Cernícalos*.

Las citas incluídas en cada una de ellas, así como el tipo de censo realizado y los resultados obtenidos se exponen en la tabla 3.4.1. (Anexo II). Los detalles correspondientes a los censos efectuados mediante estimaciones indirectas se presentan en la tabla 3.4.3. El número total de efectivos para esta especie se ha estimado en unos 76.670 individuos reproductores que, como puede observarse en la figura 3.4.2., presentan una distribución enormemente desigual: tan sólo tres poblaciones (21,4%) recogen el 95,6% de todos los efectivos, mientras que en las otras once (78,6%) se distribuye el 4,4% restante. Más aún, el 72,0% de todos los individuos se encuentran en la población de *Tenteniguada* (unos 55.200 ejemplares). Las poblaciones de *El Hornillo- El Sao* y *Barranco de Antona* poseen tamaños poblacionales similares, algo menores de 10.000 individuos, lo que supone que en ellas habitan el 10,6% y el 13,0%, respectivamente, del total de efectivos. Del resto de las poblaciones censadas ninguna alcanza el millar de individuos, aunque las de los *Barrancos de Valsendero* y *Los Mocanes* se aproximan a esta cifra (800 -1,04%- y 938 -1,22%- individuos, respectivamente). Las poblaciones de los *Barrancos de El Andén* y *Las Lagunetas* se sitúan en torno a los 400 individuos (450 -0,59%- y 400 -0,52%-, respectivamente), mientras que las de *Barranco Hondo*, *San Isidro- Cruce de Ariñez* y *La Lechucilla* tienen aproximadamente la mitad (180 -0,23%-, 250 -0,33%-, y 200 -0,26%-, respectivamente) y la del *Barranco de Los Cernícalos* algo más de un centenar (125 -0,16%-). Finalmente, en tres poblaciones (*Barranco de Los Tilos*, *Barranco de la Virgen* y *Utíaca*) el número de individuos no supera los cinco ejemplares (0,01% cada una).

Si se agrupan todas las citas referenciadas en UTM 1x1 (que, como acabamos de ver, son las que aportan una información corológica más fiable) según su continuidad espacial, es posible diferenciar ocho grupos generales de población, que denominaremos *poblaciones potenciales*. Cada una de ellos está formado por un núcleo principal que a su vez está constituido por una cuadrícula o un

Tabla 3.4.2. *E. callithyrsum*, análisis conjunto de los resultados correspondientes a la catalogación de todas las citas

Tipo de cita	% totales		
	UTM 5x5	UTM 1x1	Total citas
Confirmadas	5,56	94,44	43,90
No encontradas	33,33	66,67	43,90
- Descartadas	100,00	0,00	7,32
- No descartadas	21,43	78,57	34,15
- Extintas	0,00	100,00	2,44
No confirmadas	100,00	0,00	4,88
Nuevas	0,00	100,00	7,32

Tabla 3.4.3. *E. callithyrsum*, detalles de los censos realizados mediante métodos indirectos. N° Parc/trans= número de parcelas y/o transectos; Superf. = superficie total muestreada; N° id= n° total de individuos contados; Dens.= densidad media estimada de individuos por metro cuadrado; Superf. potenc.= superficie potencial estimada de la población.

Población	Datos del muestreo						Estimas poblacionales	
	UTM y cuartil	Tamaño parcela (m ²)	N° parc/trans	Superf. (m ²)	N° id	Dens. (id/m ²)	Superf. potenc. (ha)	Censo total
El Hornillo-El Sao	28RDS3503A	15 x15	2	450	25	0,08	10	8162,96
		15 x 10	1	150	20			
	28RDS3503C	25 x 25	2	1.250	70			
Barranco de Antona (La Capellanía)	28RDR4598B	10 x 2	6	120	121	0,83	1,2	9950,00
	28RDR4598C	10 x 2	5	100	65			
Tenteniguada	28RDR4793A	100 x 100	1	10.000	170	0,02	230	55200,00
	28RDR4793B	50 x 50	2	5.000	65			
	28RDR4794D	50 x 50	2	5.000	210			
Barranco de Los Mocanes	28RDR5094C	40 x 4	2	320	30	0,09	1	937,50

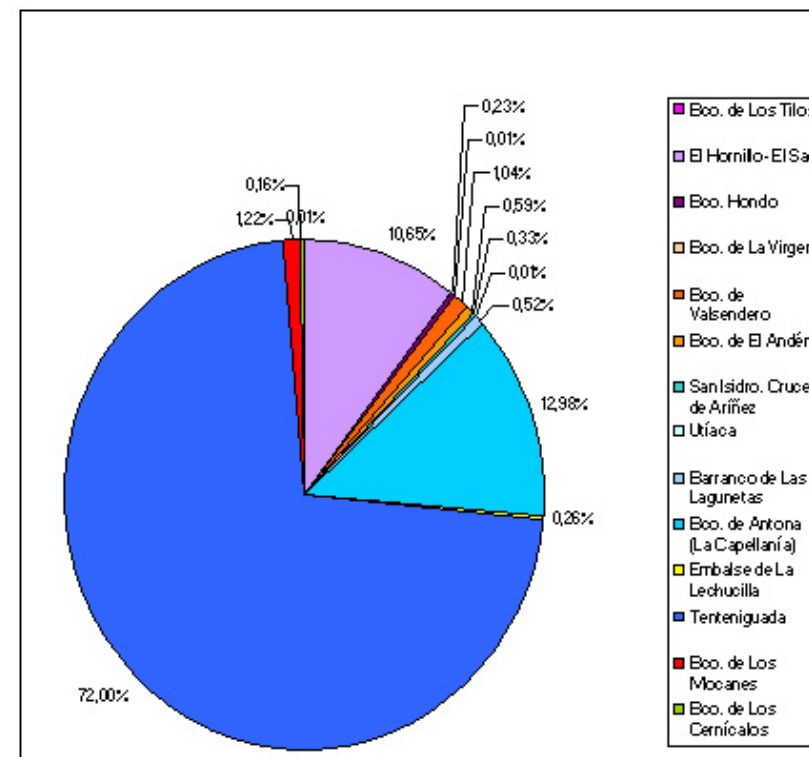


Figura 3.4.2. *E. callithyrsum*. Resumen de los resultados de los censos realizados en las poblaciones naturales. Porcentajes del total de los efectivos del táxon correspondientes a cada una de ellas.

conjunto de ellas, correspondientes a citas con presencia confirmada (citas previas o nuevas). Este núcleo suele estar rodeado por una serie de cuadrículas correspondientes a citas no descartadas y/o extintas. Cada una de estas *poblaciones potenciales* se distribuye sobre una unidad geográfica homogénea, que generalmente coincide con el tramo medio-alto (450 - 1.500 m.s.n.m.) de alguno de los distintos barrancos de la ladera Norte de la isla. En la figura 3.4.3. se puede observar la distribución de las *poblaciones potenciales*. Las citas y poblaciones incluidas en cada una de ellas se detallan en la tabla 3.4.1. del Anexo II.

Como ya se ha comentado en el apartado 3.3., debido a las dificultades de acceso a las poblaciones y la enorme extensión del área de estudio, no ha sido posible descartar la presencia de pequeños núcleos de población no detectados ni, por lo tanto, establecer el *anillo de ausencias*. En este sentido, las *poblaciones potenciales* equivaldrían a los núcleos potenciales de distribución actual del taxon y, por lo tanto, dentro del área abarcado por ellas se considerará que es *posible* la existencia de núcleos poblacionales no encontrados (tanto si se trata de cuadrículas correspondientes a citas confirmadas como no encontradas), mientras que fuera de dicho área se considerará que la presencia de dichos núcleos es *muy poco probable* y a efectos prácticos se tratarán como zonas de *ausencia*. Dichas *poblaciones potenciales* son las siguientes (figura 3.4.3.):

1. *Barranco de Los Tilos de Moya*. Se trata de una presencia testimonial (5 individuos, el 0,01% del total del taxon) y representa el punto más septentrional de la distribución actual de esta especie.

2. *Baños de Agaete- El Hornillo- Lugarejos*. Se localiza en el extremo noroccidental de la distribución del taxon. Está formada por dos núcleos principales. El más importante corresponde a la población de *El Hornillo- El Sao*. Se sitúa en la cabecera del Barranco de Agaete, sobre la ladera de orientación oeste, extendiéndose aguas arriba de algunos de sus barrancos tributarios. El otro núcleo, mucho menor, corresponde a la población de *Barranco Hondo*. Se

encuentra situado en el tramo medio- bajo del barranco homónimo, que vierte aguas arriba del Barranco de Agaete. En conjunto, esta *población potencial* acoge a unos 8.343 individuos, lo que supone aproximadamente el 10,9% del total estimado para el taxon.

3. *Barranco de La Virgen- Barranco Valsendero- Barranco de El Andén*. Esta población potencial se distribuye a lo largo del tramo medio-alto de un mismo barranco, que recibe diferentes nombres según el tramo del que se trate. Está compuesto por tres poblaciones, que se han denominado de la misma manera que los sucesivos tramos en los que habitan. Aguas arriba, la primera de ellas (*Barranco de La Virgen*) consiste en un pequeñísimo núcleo de cinco individuos. La principal población se sitúa en el tramo medio (*Barranco de Valsendero*), con un número aproximadamente dos veces superior a la del tramo superior (*Barranco de El Andén*). En conjunto suman un total de 1.255 individuos, aproximadamente el 1,6% del total estimado para el taxon.

4. *Ariñez- Las Lagunetas- La Capellanía*. Este área corresponde al tramo medio-alto del Barranco de La Angostura, que en esta zona se encuentra dividido en dos ramas principales. La más importante (que también se denomina Barranco de La Angostura) es donde se encuentra situada la población del *Cruce de San Isidro-Ariñez*. El otro ramal se denomina Barranco de La Mina y a lo largo de él se asientan las poblaciones de *Las Lagunetas* (ocupando una orientación sur, sobre el denominado “Lomo de La Solana”) y, aguas abajo, las del *Barranco de Antona* (pero en este caso exclusivamente sobre la ladera de orientación norte) y *Utiaca*. En su conjunto, estas poblaciones suman 10.604 individuos (el 13,8% del total del taxon), cuyo grueso se congrega a lo largo del Barranco de La Mina (y concretamente en el tramo del Barranco de Antona), mientras que en Utiaca la presencia de tan sólo cuatro individuos tiene un valor fundamentalmente testimonial.

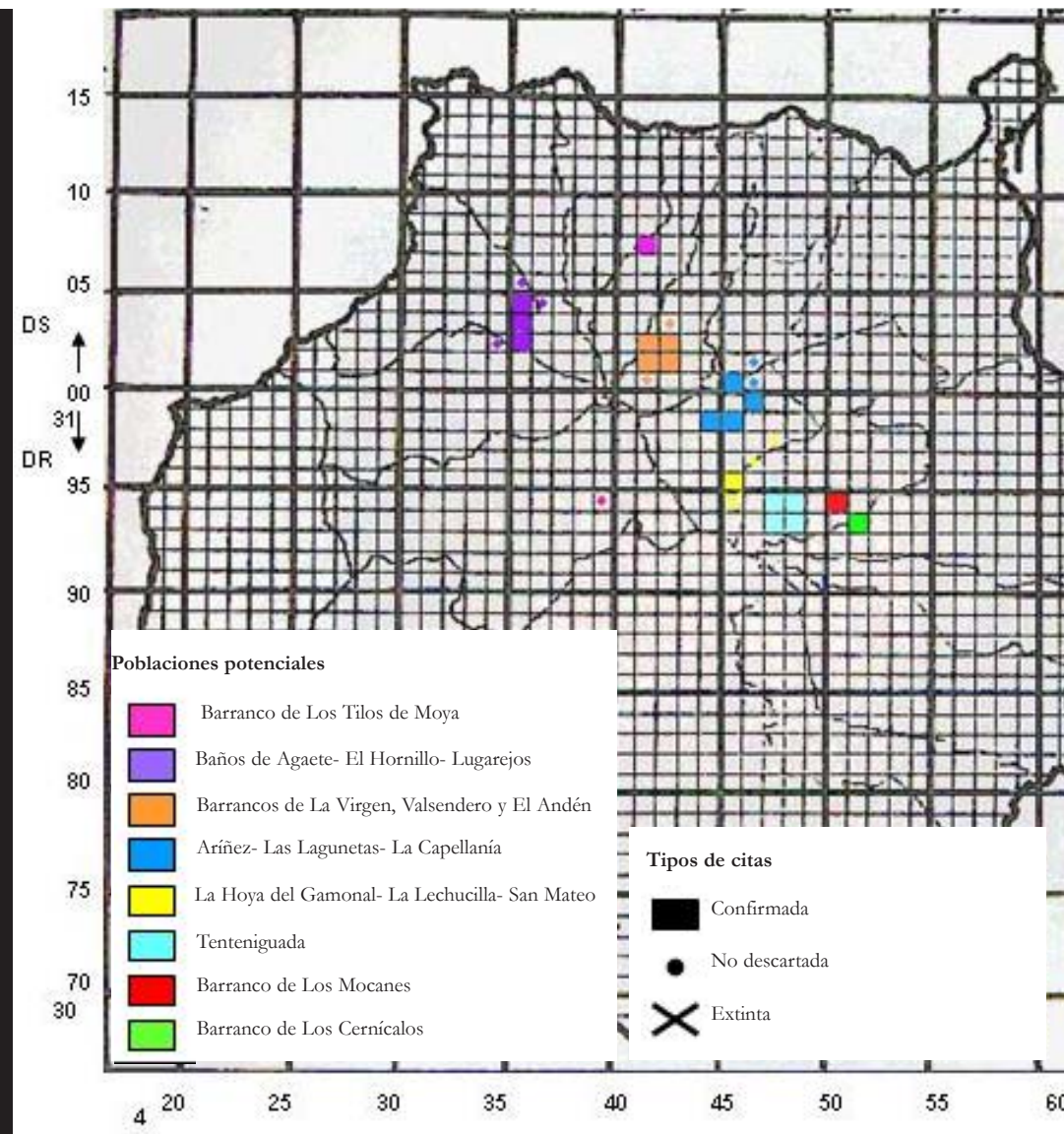


Figura 3.4.3. *E. callithyrsum*. Distribución de las citas correspondientes a UTM 1x1. En la leyenda de colores se indica las poblaciones potenciales a las que pertenecen, y en la leyenda de símbolos la catalogación de cada cita.

5. *La Hoya de El Gamonal- La Lechucilla- San Mateo*. Esta población potencial se localiza en el Barranco de La Lechucilla que, aguas abajo, confluye con el anteriormente citado Barranco de la Angostura, dando lugar al Barranco de Guiniguada. De todas las citas que la conforman, sólo se ha podido confirmar una, mientras que otra se ha dado por extinta. El número de efectivos censados (aproximadamente 200) supone tan sólo el 0,26% del total estimado para el taxon.

6. *Tenteniguada*. Está formada por una única población que ocupa un amplio área de carácter heterogéneo, que se sitúa en la transición entre la zona de medianías de la isla y su cumbre. En esta población, el taxon alcanza la cota de altura más elevada de su distribución. En total, el número de individuos adultos que habitan en ella supera los 55.000, lo que equivale al 72,0% del total censado para el taxon.

7. *Barranco de Los Mocanes*. Está formada por una única población que habita a lo largo del Barranco de Los Mocanes, cuya cabecera se sitúa en las laderas de Tenteniguada. El número estimado de individuos es de 938, aproximadamente el 1,22% del total de los efectivos del taxon.

8. *Barranco de Los Cernícalos*. Al igual que en el caso anterior también está formada por una única población, que habita sobre el barranco del mismo nombre. Asimismo, este barranco también se origina en las laderas de Tenteniguada. Aguas abajo confluye con el de Los Mocanes, constituyendo el Barranco Real de Telde. El número de sus efectivos se ha calculado en 125, aproximadamente el 0,16% del total de los del taxon.

Caracterización ecológica del taxon

Los resultados se resumen en la tabla 3.4.4. del Anexo II. De acuerdo con ellos se puede decir que *E. callithyrsum* se distribuye en el área de influencia de las nieblas del alisio de la región Neocanaria, entre los 450 y los 1.500 m.s.n.m. (ver Capítulo 2, apartado 2.4.1.), sobre materiales del Plioceno originados durante el Ciclo Roque Nublo (fundamentalmente brechas ricas en líticos y lavas basálticas). El sustrato edáfico varía según las localidades: en las zonas muy empinadas normalmente se encuentran suelos minerales brutos (litosoles); allí donde la pendiente es menor y se puede acumular una cierta cantidad de materia orgánica, se encuentran suelos algo más evolucionados en los que ya se aprecia un horizonte húmico (rankers); en otras localidades predominan los suelos de tipo forestal, con mayor o menor grado de desarrollo (suelos pardos y fersialíticos).

Bioclimáticamente suele habitar en zonas de transición entre los pisos termomediterráneo y mesomediterráneo inferior, caracterizadas por ombrotipos de tipo seco superior y subhúmedo. En estas áreas la vegetación climatófila corresponde a las asociaciones *Lauro azoricae- Perseo indicae sigmetum* y *Visneo mocanerae- Arbuto canariensis sigmetum* (Oberdorfer ex Rivas Martínez, S., et al. 1977, ver DEL ARCO et al., 2002).

Habita en ambientes húmedos, generalmente al pie de escarpes rocosos y en laderas empinadas situadas en profundos encajamientos fluviales o bajo la influencia directa de los vientos alisios. Coincidiendo con las observaciones de SUÁREZ (1994), estos entornos suelen corresponder a relictos de monteverde en los que *E. callithyrsum* se dispone de manera marginal, formando orlas heliófilas, o a comunidades de sustitución (principalmente retamares de *Teline microphylla* -Telino- *Adenocarpion*-).

Tabla 3.4.6. *E. callithyrsum*. Incidencia de los principales factores de amenaza de sus poblaciones naturales

Tipo de amenaza	Grado de incidencia (%)	
	A	P
Desarrollo	7,94	0,00
- Urbanización	3,17	0,00
- Creación de nuevas vías de comunicación	1,59	0,00
- Transformación de cursos de agua	1,59	0,00
- Drenaje y descenso de la capa freática	1,59	0,00
Actividades humanas	15,87	83,33
- Pastoreo	6,35	50,00
- Pisoteo y artificialización	7,94	33,33
- Cultivo	1,59	0,00
Amenaza de origen biótico:	44,44	0,00
- Competencia vegetal natural	22,22	0,00
- Competencia vegetal por especies exóticas	22,22	0,00
Amenazas indirectas	9,52	16,67
- Mejora de la accesibilidad en vehículo	4,76	16,67
- Mejora de la accesibilidad a la población a pie	3,17	0,00
- Mejora de la accesibilidad a terrenos próximos	1,59	0,00
Accidentes potenciales	22,22	0,00
- Expuesto a desprendimientos	17,46	0,00
- Expuesto a corrimientos cuando corra agua por barranco	4,76	0,00

Factores de amenaza y estado de conservación de las poblaciones naturales

En la tabla 3.4.5. del Anexo II se presentan, atendiendo a su carácter actual o potencial, los resultados correspondientes a la valoración de los principales factores de amenaza de cada una de las poblaciones naturales. En la tabla 3.4.6. se ofrece un resumen de la incidencia los mismos. De acuerdo con estos datos, las amenazas actuales suponen el 91,30% del total, mientras que las potenciales equivalen al 8,7% restante. Dentro de las primeras (ver figura 3.4.4.), la más frecuente es la ocasionada por amenazas de origen biótico (44,4%), concretamente por la competencia vegetal natural y con especies exóticas. Le siguen las amenazas ocasionadas por accidentes potenciales (22,2%), principalmente debidos a la exposición de estas poblaciones a desprendimientos (17,5%). Seguidamente se encuentran las amenazas debidas a diversas actividades humanas (15,9%). Fundamentalmente se trata de problemas de pisoteo y artificialización (7,9%) y/ o pastoreo (6,3%), pero en menor medida también se detectan problemas ocasionados por los cultivos (1,6%). En último lugar se hallan las amenazas de tipo indirecto (9,5%), consecuencia de la mejora de la accesibilidad local, y aquéllas derivadas del desarrollo (7,9%). En este último caso, normalmente se deben a procesos de urbanización (3,2%), pero también a la creación de nuevas vías de comunicación, la transformación de cursos de agua y/o el drenaje y descenso de la capa freática (1,6% cada una).

Respecto a las amenazas potenciales, el principal factor deriva de las actividades humanas (83,3%) (fundamentalmente por pastoreo -50,0%- y/o pisoteo y artificialización -33,3%-), pero también se han detectado problemas potenciales procedentes de amenazas indirectas (16,7%) y, concretamente, de la mejora de la accesibilidad en vehículo.

El 57,0% de las poblaciones se considera que están en un estado de conservación *alarmante*, el 28,6% de ellas en un estado *preocupante* y el 14,3% en un esta-

do *aceptable*. A continuación se ofrece un breve resumen el estado de conservación de cada una de ellas:

- *Barrancos de Los Tilos y de La Virgen*. El pequeño tamaño de estas poblaciones (5 individuos) ya de por sí las sitúa en un estado de conservación *alarmante*, que se ve agravado por la progresiva invasión de estos barrancos por los zarzales y por el peligro potencial que supone la llegada cada vez mayor de visitantes a estas zonas.

- *El Hornillo- El Sao*. A pesar del elevado número de individuos de esta población, se considera que su estado es altamente *preocupante* debido sobre todo a la rápida e intensísima invasión de su hábitat por especies alóctonas, principalmente por cañas y zarzas.

- *Barranco Hondo*. El bajo número de individuos, unido a su situación en un enclave propenso a desprendimientos y la fuerte competencia natural a la que se encuentra sometida con otras especies vegetales, hace que su estado de conservación se considere *alarmante*.

- *Barranco de Valsendero*. Su estado de conservación se considera *preocupante*, principalmente por la intensa competencia vegetal con las zarzas pero también porque en determinadas zonas está dañada por el pastoreo.

- *Barranco de El Andén*. Se considera que su estado es *preocupante*, principalmente como consecuencia de la competencia vegetal con especies invasoras alóctonas (cañas, zarzas y tuneras) y, en menor medida, por estar expuesta a desprendimientos.

- *San Isidro- Cruce de Aríñez*. El pequeño número de individuos y su reducida distribución espacial (posiblemente no mayor de 0,1 ha) nos llevan a considerar que esta población se encuentra en un estado de conservación *alarmante*, agravado porque está siendo invadida con mucha fuerza por las zarzas.

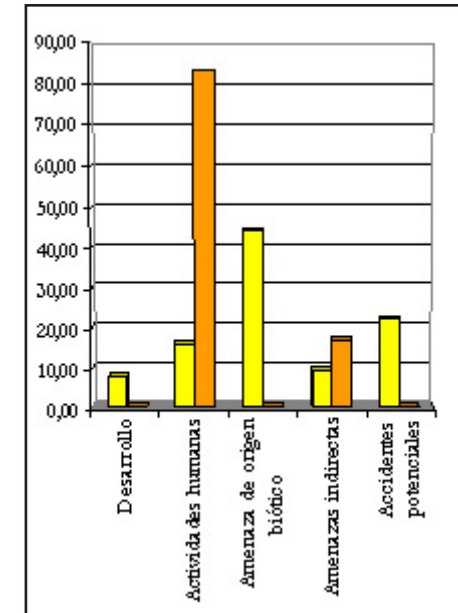


Figura 3.4.4. *E. callithyrsum*. Porcentaje de incidencia de los diferentes tipos de amenaza según su naturaleza, actual (amarillo) y/o potencial (naranja).

- *Barranco de Las Lagunetas*. Su estado se considera como *preocupante* debido a que su hábitat está siendo progresivamente colonizado por tuneras en las zonas más expuestas y zarzas en las más húmedas. Por otro lado, el intenso pastoreo que existe en la zona, además de originar daños a la vegetación, es causante de un intenso proceso de erosión que afecta a esta población.

- *Utíaca*. Sólo el pequeño tamaño de esta población (4 individuos) hace que necesariamente su estado sea *alarmante*, más aún si se tiene en cuenta que está en medio de una zona muy antropizada, al borde de una carretera.

- *Barranco de Antona*. Aunque se considera que su estado es *aceptable*, esta condición podría cambiar a corto plazo pues muy probablemente las cañas y zarzas que actualmente colonizan por completo el cauce del barranco comenzarán a extenderse en breve sobre sus laderas. Además, esta población es pastoreada regularmente.

- *Tenteniguada*. Su estado es *aceptable*, aunque cada vez son más las personas que acuden a esta zona en tiempo de ocio y, como el resto de las poblaciones, está sometida a una fuerte competencia vegetal con otras especies.

- *Barranco de Los Mocanes*. Su estado es *alarmante*. La intensa antropización de este área (urbanizaciones y cultivos, principalmente) han empujado esta población hacia los cauces de los barrancos, donde compiten en franca desventaja con zarzas y cañas y donde, además, estas plantas están sometidas al peligro de corrimientos de tierra y desprendimientos.

- *Barranco de Los Cernícalos*. Su estado se considera como *alarmante* por su pequeño tamaño poblacional y porque su situación, próxima al fondo del barranco, lo coloca en primera línea de competencia con cañas y zarzas (de las que este barranco está lleno) y, además, lo somete al riesgo de corrimientos de tierra.

Además de todo ello, la belleza de estas plantas (y en ocasiones un bienintencionado pero poco formado ánimo de las autoridades por “apoyar” la flora autóctona) ha hecho que en los últimos años se esté empleando esta especie de manera indiscriminada para decorar parterres públicos y privados, con los consiguientes riesgos que esto conlleva para la identidad genética de las poblaciones naturales (FRANCISCO- ORTEGA *et al.*, 2000).

Medidas de conservación existentes (tabla 3.4.7.)

Con respecto al tipo de medidas de conservación existentes, éstas se han diferenciado según si se aplican *ex situ* o *in situ*:

1. Medidas de conservación *ex situ*

a) *Medidas legales*. Son las que determinan la inclusión de este taxon en:

- el Anexo II de la *Orden de 20 de febrero de 1991*, sobre protección de especies de la flora vascular silvestre de la Comunidad Autónoma de Canarias.

- el Anexo II del *Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias*, en la categoría de *Sensible a la Alteración de su Hábitat*. Esta categoría se aplica a las especies “*cuyo hábitat característico está particularmente amenazado, en grave regresión, fraccionado o muy limitado*”.

Esto significa que, según el artículo 3 de la *Orden 20.02.91* y el artículo 4 del *Catálogo*, “*queda prohibida cualquier actuación no autorizada que se lleve a cabo con el propósito de destruir las, mutilarlas, cortarlas o arrancarlas, así como la recolección de sus semillas, polen o esporas*”, así como “*poseer, naturalizar, transportar, vender, exponer para la venta, importar o exportar ejemplares vivos o muertos, o sus propágulos o restos*”. Además, por tratarse de una especie catalogada como *Sensible*, la ley establece en su artí-

Tabla 3.4.7. *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Medidas de conservación existentes en la actualidad.

Medidas existentes	Bco. de Los Tilos	El Homillo- El Sao	Bco. Hondo (Lugarejos)	Valsendero	Bco. de La Virgen	Bco. de El Andén	San Isidro- Cruce de Aríñez	Utiaca- La Yedra	Bco. de Las Lagunetas (Lomo de La Solana)	Bco. de Antona (La Capellanía)	La Lechucilla	Tenteniguada	Bco. de Los Mocanes	Bco. de Los Cernícalos		Mña. de Amurga	Mña. de El Cedro	Gugy	Bco. de El Portezuelo
<i>ex situ</i>		✓		✓	✓		✓		✓	✓		✓	✓				✓	✓	✓
- almacenamiento en banco de germoplasma (Jardín Botánico Viera y Clavijo)										✓		✓					✓	✓	✓
- mantenimiento de poblaciones cultivadas (Jardín Botánico Viera y Clavijo)																			
<i>in situ</i>																			
1. Decreto Legislativo 1/ 2.000, de 8 de mayo. Áreas incluidas en:																			
- Parques																			
C-11 Parque Rural del Nublo													✓						✓
C-12 Parque Rural de Doramas					✓														
- Reservas																			
C-5 Reserva Natural Especial de Los Tilos de Moya (C5)	✓																		
C-6 Reserva Natural Especial "Los Marteles"												✓		✓					
C-8 Reserva Natural Especial de Güi-Güi																✓	✓	✓	
- Paisajes Protegidos																			
C-25 Paisaje Preotegido de Las Cumbres				✓		✓					✓								
- Áreas de Sensibilidad Ecológica	✓				✓	✓				✓	✓	✓		✓		✓	✓	✓	✓
2. Directiva 92/43/CEE, de 21 de mayo de 1992. Áreas incluidas en:																			
LIC El Nublo ES7010063																			✓
LIC prioritario "El Nublo II" ES7010039						✓													
LIC prioritario Los Tiles de Moya ES7010005	✓																		
LIC prioritario "Bco. de La Virgen" ES7010038				✓	✓														
LIC prioritario "Los Marteles" ES7010006												✓	✓	✓					
LIC Güigüi. ES7010008																✓	✓	✓	
3. Programa MaB (UNESCO, 1970)																			
Reserva Mundial de la Biosfera																✓	✓	✓	

culo 5 que habrá de redactarse un *Plan de Conservación de su Hábitat*, lo que a fecha de hoy todavía no ha sido realizado.

b) *Conservación en bancos de germoplasma*. Concretamente en el Jardín Botánico *Viera y Clavijo* se dispone de una amplia representación de la mayoría de las poblaciones naturales, muchas de las cuales proceden de las recogidas para el desarrollo del presente trabajo de investigación (Anexo II- tabla 2.3.2.).

c) *Mantenimiento de poblaciones cultivadas*. En las instalaciones del Jardín Botánico *Viera y Clavijo* hay representantes cultivados de las poblaciones de *Tenteniguada* y *Barranco de Antona* (ver Anexo II- tabla 2.4.3.). No obstante, la falta de personal impide que dichas poblaciones puedan mantenerse adecuadamente, en el sentido de que no es posible con los medios actuales llevar a cabo tareas de etiquetaje/ reetiquetaje de los individuos originales recogidos de las poblaciones, y/o de retirada de las nuevas plántulas que crecen bajo ellos. Por lo tanto, con el tiempo, no es/ será posible diferenciar unos de otros.

2. Medidas de conservación *in situ*

En relación con la conservación de su hábitat natural, hay que destacar que, si bien la mayor parte de las poblaciones naturales se encuentran amparadas por alguna figura de protección, el 42,9% de ellas (entre las que se incluyen dos de las tres poblaciones más importantes, *El Hornillo- El Sao* y *Barranco de Antona*) no lo están. Esto supone que el 24,8% del total de los efectivos estimados para la especie no cuentan con ninguna medida de protección de sus hábitats naturales. Más aún, aunque por ley (*Orden de 9 de julio de 1998*) esta especie debería contar con un *Plan de de Conservación del Hábitat*, tal y como esta establecido por ley en virtud de la inclusión de este taxon en el *Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias* bajo la categoría de *Sensible a la Alteración de su Hábitat*, hasta la fecha no tenemos noticias de la existencia de dicho plan.

3.4.2. *E. ONOSMIFOLIUM SSP. SPECTABILE*

Estudio corológico y censo de las poblaciones naturales

Los resultados generales se presentan en la tabla 3.4.8. del Anexo II. Todos los censos se realizaron mediante conteo directo, aunque en ocasiones fue necesario utilizar prismáticos. Las cuatro citas previas existentes han sido confirmadas y, además, se han encontrado dos nuevas localidades: una en la *Montaña de El Cedro* y otra en la *Degollada de Aguas Sabinas*. Es necesario destacar que la verticalidad y la extremadamente difícil accesibilidad de estas montañas (figura 3.4.5.c.), impidieron que se pudiera rastrear con detalle todo el área potencial de distribución del taxon. Por lo tanto, en ningún momento se descarta la existencia de pequeños núcleos aislados cuya presencia no ha sido detectada.

El conjunto de estas citas se han agrupado en las siguientes poblaciones: 1. *Amurga*; 2. *Montaña de El Cedro*; 3. *Guguy*; y 4. *Barranco de El Portezuelo*. Las tres primeras se distribuyen a lo largo del Macizo montañoso de Horgazales, situado en el oeste de la isla. La población de *Amurga* y las dos de *Montaña de El Cedro* habitan sobre las montañas homónimas. La población de *Guguy* se encuentra situada en la ladera Norte de la *Montaña de Aguas de Sabinas*. Finalmente, la población de *Barranco de El Portezuelo* se sitúa en las laderas de la *Montaña de El Lechugal*, contigua por el sur a este macizo (figura 3.4.5.a.).

Las poblaciones de *Amurga*, *Guguy* y *Barranco de El Portezuelo* están compuestas por un único núcleo poblacional. La población de la *Montaña de El Cedro* se estructura en cuatro pequeños núcleos poblacionales, situados a la misma altura y orientación, en sendos barranquillos consecutivos. A pesar de la aparente proximidad de las localidades de *Amurga* y *Montaña de El Cedro*, debido a la abrupta orografía del terreno que las separa se han considerado como poblaciones independientes.

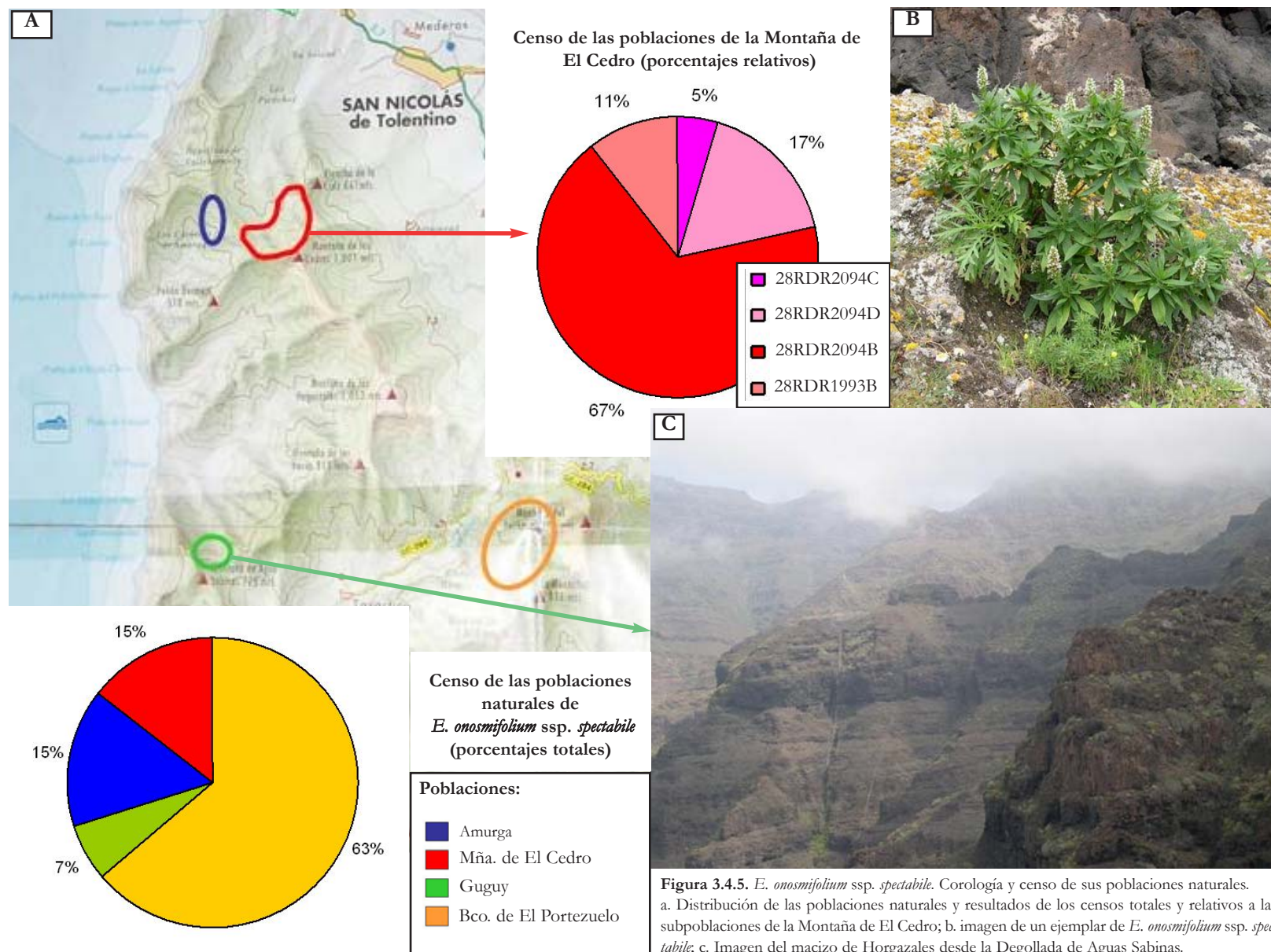


Tabla 3.4.9. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Resultados del censo de las poblaciones. Ntotal= número total de individuos censados; %= porcentaje respecto del total de efectivos estimado para el taxon.

Población	Nombre de la cita	UTM y cuartil (1x1)	Censo	
			Ntotal	%
Mña. Amurga	Amurga	28RDR1994	237	15,43
Mña. de El Cedro	Mña. de El Cedro- I	28RDR2093A	15	0,98
		28RDR2094C	10	0,65
		28RDR2094D	35	2,28
	Mña. de El Cedro, 600 m	28RDR2094B	141	9,18
Guguy	Mña. de El Cedro- II	28RDR1993B	22	1,43
Guguy	Degollada de Aguas Sabinas	28RDR1989	100	6,51
Bco. de El Portezuelo	Bco. de El Portezuelo	28RDR2390	976	63,54

Se han censado un total de 1.536 individuos (tabla 3.4.9.) que, como puede verse en la figura 3.4.5.a., se reparten de manera muy desigual entre las cuatro poblaciones. La mayoría de los efectivos (63,5%) habitan en la población de *Barranco de El Portezuelo*, que es la única que posee casi un millar de individuos. Le siguen las poblaciones de *Amurga* y *El Cedro*, con algo menos de 250 individuos (aproximadamente el 15,0% del total) cada una. Finalmente se encuentra la población de *Guguy*, con un centenar de individuos (6,5%). Dentro de la población *Montaña de El Cedro*, la distribución de individuos entre sus núcleos poblacionales también es desigual (figura 3.4.5.a.): 141 individuos (67,8% de los de esta población) habitan en una misma subpoblación, mientras que en las otras tres éste número es de 35 (16,8%), 22(10,6%) y 10 (4,8%).

Caracterización ecológica del taxon (Anexo II- tabla 3.4.4.)

Habita en rincones húmedos del conjunto montañoso situado en el oeste de Gran Canaria formado por las montañas de El Cedro, Amurga, Horgazales y El Lechugal, entre los 500 y los 700 m.s.n.m. Normalmente se distribuye en laderas empinadas situadas al pie de escarpes rocosos, sobre ellos y en las cabeceiras y tramos altos de pequeños barrancos angostos. Siempre se ha encontrado en orientaciones N-NO, y en zonas bajo la influencia de los vientos húmedos del SO (ver Capítulo 2, apartado. 2.1.). En ocasiones estos lugares corresponden a zonas con antiguas terrazas de cultivo, hoy en día abandonadas y en proceso de recolonización vegetal.

Geológicamente se trata de áreas situadas sobre materiales basálticos y salícos del Mioceno, sobre los que se han desarrollado suelos de tipo litosol-argid. Bioclimáticamente se localizan en el piso inframediterráneo xérico semiárido-inferior (DEL ARCO *et al.*, 2002), y fitosociológicamente corresponden a la asociación *Aeonio percarnei- Euphorbietum canariensis* (Rivas-Goday & Esteve 1965,

Sunding 1972, ver DEL ARCO *et al.*, 2002), o a sus etapas de degradación. En general, la vegetación de estas zonas está formada por un matorral mixto caracterizado por la presencia de *Euphorbia regis-jubae*, *Sonchus acaulis*, *Salvia canariensi* y *Kleinia nerifolia*. En todas las poblaciones se ha observado la presencia de *E. decaisnei* así como la de algunos individuos híbridos *E. decaisnei* x *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Factores de amenaza y estado de conservación de las poblaciones naturales

Los principales factores de amenaza se exponen en la tabla 3.4.5. del Anexo II, y se resumen en la figura 3.4.6. El principal factor de amenaza actual (53,0% de poblaciones afectadas) es de origen biótico y está provocado por la competencia vegetal, tanto con especies autóctonas como con especies exóticas. El segundo factor de amenaza (30,8%) es el debido a accidentes provocados por la exposición de estas plantas a desprendimientos. En tercer lugar se encuentran las amenazas ocasionadas por las actividades humanas y, concretamente, por el pastoreo (15,4%). Finalmente, se han detectado amenazas indirectas como consecuencia de obras de mejora de la accesibilidad a terrenos próximos (7,7%).

Respecto a los factores de amenaza potenciales, el principal factor es el que suponen las amenazas indirectas, concretamente debidas a la mejora de la accesibilidad de la zona (46,7%). En segundo lugar se encontrarían las actividades humanas y, concretamente, el pastoreo (6,7%) y el pisoteo (26,7%). Finalmente se encuentran los accidentes potenciales derivados de la exposición de las poblaciones a posibles corrimientos durante las épocas de lluvias (13,3%).

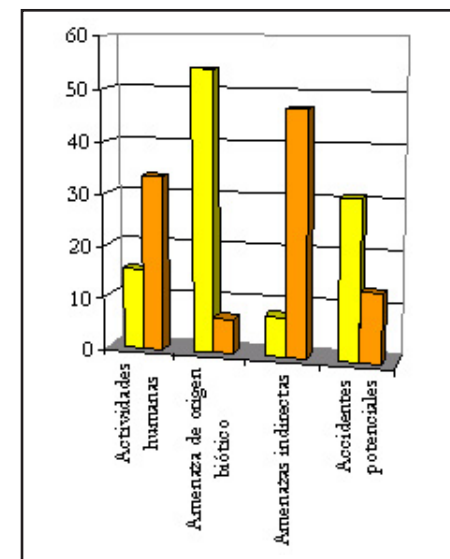


Figura 3.4.6. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Porcentaje de incidencia de los diferentes tipos de amenaza según su naturaleza, actual (amarillo y/o potencial (naranja).

El 75% de las poblaciones se encuentran en un estado de conservación que se considera como *alarmante*, y el 25% restante en un estado *preocupante*. A continuación se detallan los principales factores de amenaza y el estado de conservación de cada una de ellas:

- *Montaña de Amurga*. Por su bajo número de individuos, la situación de esta población puede considerarse como *alarmante*. Pero, además, su situación se ve agravada por los daños ocasionados por el pastoreo. En esta población los individuos tienen un tamaño bastante pequeño y por ello el ramoneo de los primordios tiene consecuencias especialmente negativas.

- *Montaña de El Cedro*. También se encuentra en un estado de conservación *alarmante*, que en este caso deriva de dos factores principales: 1. su bajo número de individuos y la distribución altamente fragmentada de los mismos (como hemos explicado, esta población está formada por cuatro núcleos, tres de los cuales poseen un número de individuos extremadamente reducido); y 2. la intensa competencia vegetal a la que están sometidos. Esta competencia se establece tanto durante las primeras etapas de desarrollo como entre individuos adultos. En el primer caso, las plántulas, heliófilas, deben competir en las zonas más húmedas con poblaciones de *Oxalis* sp. y/o de *Drusa glandulosa*, cuyo desarrollo en estos ambientes es extremadamente rápido. Cuando esto sucede, las plántulas quedan cubiertas por una densa maraña de hierbas que les impide el desarrollo y provoca su muerte. Como hemos tenido ocasión de comprobar en repetidas ocasiones, tanto en las poblaciones naturales como en las cultivadas, este tipo de muerte puede suceder en plántulas de hasta 20 cm (tamaño que tanto los *Oxalis* como las *Drusas* superan con facilidad -en el segundo caso gracias al sistema trepador que posee esta especie-). Por otro lado, los pocos individuos que llegan a superar la fase de plántula, tienen que disputarse el hábitat con las cañas y las zarzas. Estas dos especies (y sobre todo la primera) son una auténtica plaga en el hábitat donde habita *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. De hecho, en el principal núcleo de la población de la *Montaña de El Cedro* son

muchos los adultos que están siendo engullidos por estas especies y que, seguramente, morirán en breve por esta causa.

Otro problema, menor, deriva de la afluencia cada vez mayor de visitantes a este remoto lugar. Un ejemplo de las consecuencias que este tipo de actividades puede tener sucedió en esta misma población. De nuevo las autoridades, en su empeño de franquear entradas a este tipo de parajes, hace ahora unos tres años ampliaron el sendero de acceso al Barranco de Guguy. Debido a la proximidad de uno de los núcleos de esta población a dicho sendero, cinco individuos adultos (es decir, el 2,2% del total censado en esta población) fueron arrancados de cuajo durante la realización de las obras.

- *Guguy*. El número de individuos de esta población (100) y la intensa invasión de su hábitat por diversas especies vegetales, hace que el estado de conservación de la población sea *alarmante*. Este fenómeno se ve agravado porque en esta zona se practica pastoreo y porque la población se encuentra situada a lo largo del cada día más frecuentado camino de acceso a la Playa de Güi-güi.

- *Barranco de El Portezuelo*. A pesar de que el número de efectivos se aproxima al millar, la situación de esta población se considera que es *preocupante* porque se trata de un hábitat que, de nuevo, está siendo invadido de forma intensa y rápida por cañas (principalmente) y zarzas en las zonas más húmedas, y por tuneras en las más expuestas. Además, la reducida extensión que ocupa esta población y su exposición a desprendimientos suponen factores de riesgo añadidos.

Medidas de conservación existentes en la actualidad (tabla 3.4.7.)

1. Medidas de conservación *ex situ*

Respecto a este tipo de medidas de conservación es necesario destacar el hecho de que, como taxon, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* no se encuentra actualmente protegido por ningún catálogo legal. Sí cuenta, sin embargo, con los siguientes mecanismos de conservación:

a) Almacenamiento en bancos de germoplasma. Concretamente, en el del Jardín Botánico *Viera y Clavijo* se dispone de una buena representación de las poblaciones de la *Montaña de El Cedro*, *Guguy* y *Barranco de El Portezuelo*. De nuevo, buena parte de esta representación proviene de las semillas recogidas durante el desarrollo del presente estudio (Anexo II- tabla 2.3.2.).

b) Mantenimiento de poblaciones cultivadas. En este mismo Jardín se mantienen bajo cultivo poblaciones procedentes de la *Montaña de El Cedro* y del *Barranco de El Portezuelo*, aunque con los mismos problemas ya descritos en el mismo punto del apartado 3.4.1.

2. Medidas de conservación *in situ*

Los hábitats de todas las poblaciones se encuentran protegidos a través de las diversas figuras legales que se detallan en la tabla 3.4.7. Sin embargo, hasta la fecha no conocemos la existencia de ninguna iniciativa encaminada hacia la conservación efectiva del hábitat de esta especie.

3.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN. MEDIDAS DE CONSERVACIÓN A ADOPTAR

3.5.1. *E. CALLITHYRSUM*

Corología actual y potencial

En el estudio realizado por SUÁREZ (1994) sobre los relictos actuales del monte verde, se puede comprobar cómo antaño dichas formaciones ocupaban unas áreas mucho mayores que en la actualidad. Posteriormente, como consecuencia de la acción humana, se fueron fragmentando y reduciendo, hasta desaparecer en la mayoría de los casos. La distribución de las poblaciones potenciales de *E. callithyrsom* es coincidente con la de dichos relictos. Este hecho parece insinuar que el taxon ha vivido una historia similar, y que lo que contemplamos en la actualidad son los fragmentos relícticos de tiempos pretéritos. En este sentido, las poblaciones actuales representarían un último grado de fragmentación, mientras que las poblaciones potenciales constituirían los indicios de la etapa de fragmentación previa.

Estado de conservación y grado de amenaza del taxon

Si nos guiamos por los *Criterios Orientadores para la Inclusión de Táxones y Poblaciones en Catálogos de Especies Amenazadas* (Ministerio Medio Ambiente-Dirección General Biodiversidad, 2004), esta especie debería considerarse como *Vulnerable* (B2a,b,c,d), mientras que si lo hacemos por el *Decreto 151/2001, de 23 de julio, por el que se crea el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias* (Artículo 1), la categoría más apropiada sería la actualmente vigente, es decir, *Sensible a la Alteración de su Hábitat* (ver Anexo II, tablas 3.1.1.).

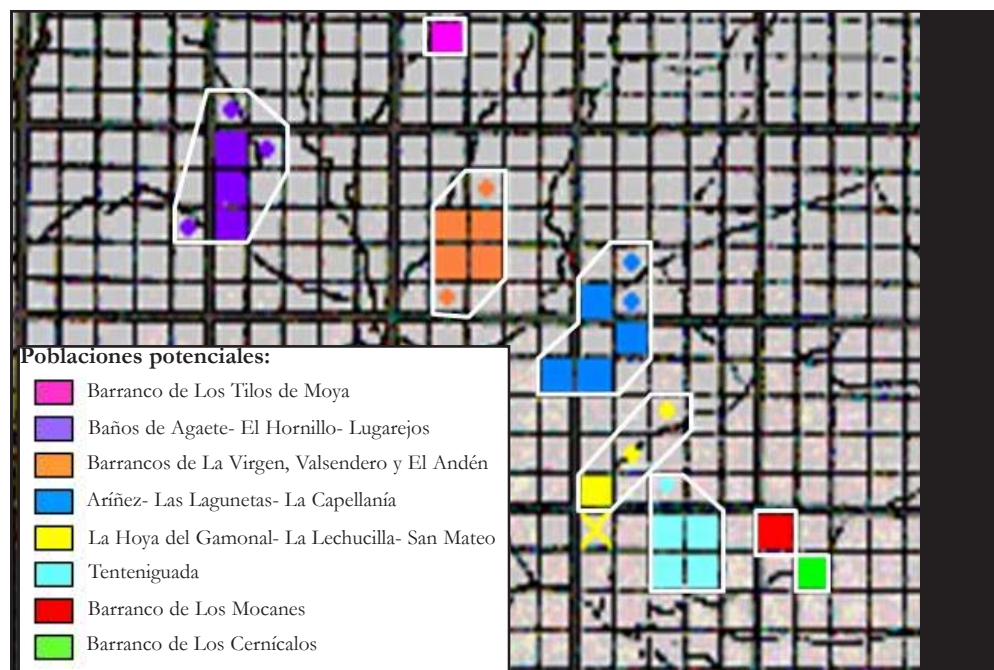
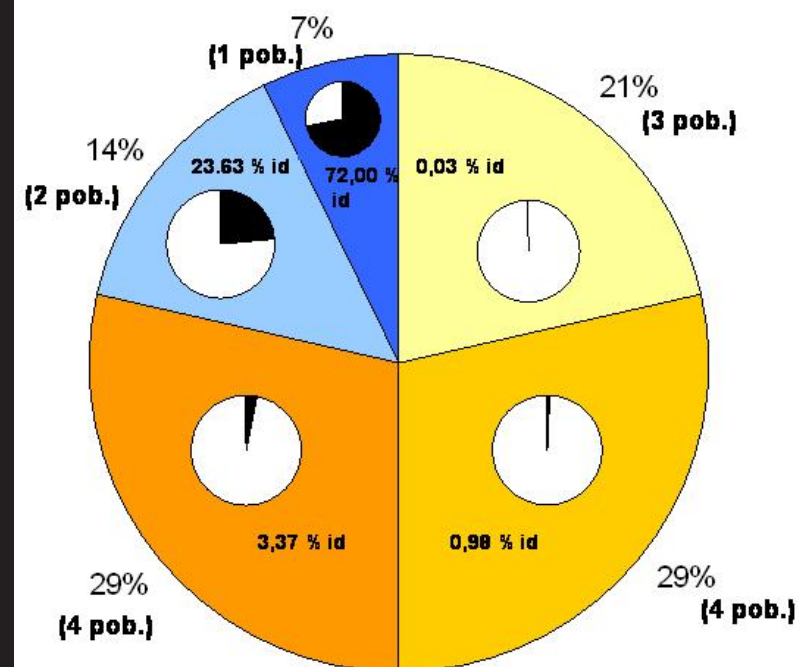


Figura 3.5.1. *E. callithyrsum*. Área de extensión de presencia, señalada por los polígonos blancos.



Número de individuos por población:

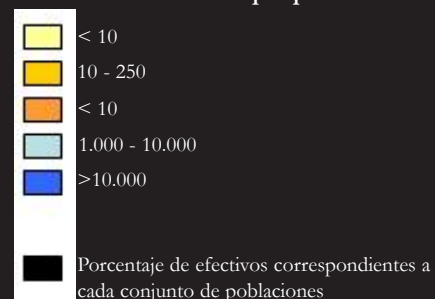


Figura 3.5.2. *E. callithyrsum*, porcentaje de poblaciones según número de individuos (diagrama de colores) y porcentaje del total de efectivos del taxon correspondiente a cada una de estas categorías (diagramas en blanco y negro).

De acuerdo con los *Criterios de Amenaza de la Lista Roja de la UICN 2000, versión 3.1.* (UICN, 2001), consideramos que *E. callithyrsum* debería catalogarse como VU [B2ab (i, ii, iii, iv) D2] (ver Anexo II, tablas 3.1.2.). Esta catalogación como *Vulnerable* no coincide con la que se encuentra en la *Lista Roja de la Flora Vascular de España 2000*, donde se la cataloga como *En Peligro* (ver tabla 3.1.3.). A continuación vamos a explicar brevemente los motivos que nos mueven a considerar la categoría de *Vulnerable* como la más adecuada.

Uno de los factores para catalogar una especie como *Vulnerable* de acuerdo con el criterio B de la UICN (2000, versión 3.1., UICN, 2001) es en virtud de las *áreas de extensión de presencia o de ocupación*. La primera de ellas se define como “el área contenida dentro de los límites imaginarios continuos más cortos que pueden dibujarse para incluir todos los sitios conocidos, inferidos o proyectados, en los que un taxon se halle presente”, mientras que la segunda constituye “el área dentro de la extensión de presencia que es ocupada por un taxon” (UICN, 2001). Como hemos visto, siguiendo un criterio de continuidad geográfica y de potencialidad de presencia del taxon, es posible agrupar las catorce poblaciones definidas en ocho poblaciones potenciales. La superficie abarcada por ellas (fig. 3.5.2.) puede considerarse, por tanto, como el *área de extensión de presencia* de este taxon, mientras que el *área de ocupación* sería el correspondiente a las *poblaciones* confirmadas. Los cálculos realizados tomando como unidad la cuadrícula UTM 1x1, indican que la extensión de presencia de *E. callithyrsum* se sitúa en torno a los 37 Km², y su *área de ocupación* es inferior a 19 Km². En ambos casos la superficie es suficientemente reducida para considerar a este taxon como *Vulnerable* según los criterios B1 y B2 de la UICN (2001). Además, el hecho de poseer un área de ocupación inferior a 19 Km² permite la aplicación del criterio D2 para la catalogación de *E. callithyrsum* en la categoría *Vulnerable* (pues en estos casos se considera que la especie “es propensa a los efectos de la actividad humana o a eventos fortuitos dentro de un período de tiempo muy corto en un futuro incierto, y es por consiguiente, capaz de cambiar a

En Peligro (EN), En Peligro Crítico (CR) e inclusive a Extinta (EX) en un período de tiempo muy corto”)

Uno de los motivos para catalogar una especie como *Vulnerable* en virtud del criterio B2a, es que el taxon se encuentre *severamente fragmentado*. Como se ha explicado en el apartado anterior, los datos reflejan una intensa fragmentación del área de distribución de este *E. callithyrsum* (fig. 3.5.1.). De acuerdo con BLANCA & MARRERO (2004), se puede considerar que un taxon está *severamente fragmentado* cuando “*más del 50% de sus efectivos se localizan en poblaciones cuyo número de individuos maduros es inferior al mínimo viable poblacional asignado a la especie*”. Siguiendo los valores orientativos de estos mismos autores, la población mínima viable de *E. callithyrsum* estaría entre 100 y 200 individuos, lo que en el caso de este taxon equivale a una proporción de entre el 21,4 y el 35,7% del total de sus poblaciones. Consiguientemente, según nuestros resultados no se deduce que *E. callithyrsum* se encuentre *severamente fragmentado* y, por lo tanto, no debería aplicarse el criterio B2a.

Otro de los motivos para catalogar una especie como *Vulnerable* en virtud del criterio B2a es que el taxon no exista en más de 10 localidades. En el caso de *E. callithyrsum*, este número es de 13, por lo que, en rigor, tampoco debería ser aplicable por este motivo el criterio B2a.

Por lo tanto, de acuerdo con estos datos, no se podría considerar, en sentido estricto, a *E. callithyrsum* como una especie *Vulnerable* en virtud el criterio B2a. Sin embargo, hay dos motivos que nos empujan a hacerlo:

1. El 72% de los efectivos de este taxon se concentran en una misma población (el 95,6% en tres y el 99% en siete poblaciones). De acuerdo con este dato, y siguiendo de nuevo los criterios de BLANCA & MARRERO (2004), se puede considerar que su nivel de fragmentación es *moderado* (“*cuando más del 50% de los efectivos del taxon se concentran en menos de diez pobla-*

ciones con efectivos superiores al mínimo viable poblacional”) lo que, según estos autores, es aplicable a la categoría *Vulnerable*.

2. Aunque se conocen 13 localidades, en tres de ellas el número de adultos reproductores no superan los 5 individuos. Estos individuos se encuentran, además, en una situación que se considera *alarmante*. Por lo tanto, quizá no sea demasiado inapropiado considerar, a efectos de catalogación de *E. callithyrsum*, que su número de localidades es de 10.

A la vista de estas dos circunstancias, nos parece posible y conveniente aplicar el criterio B2a para justificar la categoría de *Vulnerable* para *E. callithyrsum*.

La aplicación del criterio B2b, se basa en la existencia de una “*disminución continua, observada, inferida o proyectada, en: (i) extensión de presencia; (ii) área de ocupación; (iii) área, extensión y/o calidad del hábitat; (iv) número de localidades o subpoblaciones; (v) número de individuos maduros*” (UICN, 2001). Según los criterios 2000, versión 3.1. de la UICN (2001), se considera que la *reducción* es una “*disminución (%) en el número de individuos maduros*” en un cierto período de tiempo, mientras que la *disminución continua* se define como “*la disminución reciente, actual o proyectada en el futuro (...) la cual es proclive a continuar a menos que se tomen las medidas correctoras pertinentes*”.

Los datos previos a nuestro estudio (en su mayoría recopilados por SUÁREZ, 1994), no nos permiten realizar estimas del número de individuos presentes en las distintas poblaciones con anterioridad, por lo que no podemos establecer con certeza si se ha producido o no una *reducción* de sus efectivos poblacionales. Sin embargo, como veremos seguidamente, los datos recopilados aportan diversos indicios que apuntan en esta dirección. Con respecto a la existencia de una disminución continua en la extensión del área habitada por este taxon, del conjunto de citas previas en las que ha sido confirmada su presencia en el pasado (citas confirmadas y extintas) y/o se cree que ésta fue posible (citas no descartadas), sólo en el 53% de los casos se ha podido comprobar

la presencia actual de *E. callithyrsum*. Si bien es cierto que sólo en un caso (3%) se ha comprobado la desaparición de la especie en esa localidad (Ex), tanto el resultado negativo de nuestros rastreos como el hecho de que la inmensa mayoría de estas poblaciones limítrofes *no encontradas* estén intensamente alteradas como consecuencia de la actividad humana, directa (actividades agrarias y constructivas principalmente) e indirecta (fundamentalmente invasión por especies alóctonas, matorralización y erosión), hace suponer que si actualmente los núcleos correspondientes a esas citas no descartadas (44%) no están extintos, posiblemente no sobrevivan en ellos más allá de un puñado de individuos. Si considerásemos como extintas las citas no descartadas, esto significaría que el taxon ha experimentado una *disminución continua* del 47 % en los últimos 10 años (hay que recordar que todas las citas previas *no descartadas* fueron confirmadas por SUÁREZ en 1994). De acuerdo con estos resultados, serían aplicables los criterios B2b (i, ii, iii y iv) para la catalogación de *E. callithyrsum* como *Vulnerable*.

Por otro lado hay que considerar el progresivo estado de degradación del hábitat que sufren todas las poblaciones en la actualidad. Hecho que, posiblemente, sea una de las causas principales del estado de regresión de este taxon. Los resultados de nuestro estudio (ver apartado 3.4.1.) muestran que la calidad del hábitat de esta especie está en proceso de *disminución continua* y, por lo tanto, que se debe aplicar el criterio B2b(iii) para su catalogación como *Vulnerable*.

Entre los factores causantes de esta degradación conviene resaltar la situación, especialmente peligrosa, provocada por la invasión de zarzas (*Rubus* sp.), cañas (*Arundo donax*) y tuneras (*Opuntia* sp.). Se trata de especies muy agresivas que colonizan de forma muy rápida y contundente los hábitat a los que llegan, extendiéndose las dos primeras sobre los ambientes más húmedos y la segunda sobre los más expuestos. Todas ellas se caracterizan porque sus sistemas de propagación hace que se extiendan como “mantas”, bajo las cuales resulta prácticamente imposible el desarrollo de otras especies (fig. 3.5.3.). A su tremenda capacidad reproductiva y su enorme habilidad competitiva hay que añadir la alta

dispersión endozoócora de que disponen zarzas y tuneras, gracias a sus frutos carnosos. Las consecuencias devastadoras sobre la flora autóctona de estas especies ya han sido documentadas en otros archipiélagos oceánicos, e incluso se han propuesto algunas medidas de control biológico (STUESSY *et al.*, 1998 y referencias en él).

La invasión de los hábitat naturales por especies invasoras alóctonas es uno de los problemas más graves con que se enfrenta la flora endémica de las Islas Canarias (FERNÁNDEZ LÓPEZ & MARRERO GÓMEZ, 2000; MARRERO *et al.*, 2005), y en el caso de *E. callithyrsum* supone el factor más importante de amenaza de todas sus poblaciones naturales (ver Anexo II- tabla 3.4.5.). Del peligro que suponen estas especies se puede encontrar un claro ejemplo en la única cita que hemos considerado como extinta y que correspondía a una localidad situada en *La Hoya de El Gamonal*. Los habitantes de la zona no tuvieron problemas para recordar en aquel mismo lugar una población de *tajinastes azules*, de la que sólo pudimos encontrar un ejemplar que agonizaba ahogado por las zarzas en el cauce del barranco.

Otro de los factores más graves del deterioro del hábitat lo constituyen las actividades humanas, en algunos casos por la realización de actividades de pastoreo y en otros por la afluencia cada vez mayor de visitantes. En la mayor parte de los casos estas poblaciones se sitúan en entornos muy bellos que son cada día más escogidos por todo tipo de personas para pasar su tiempo de ocio. Esto de por sí puede suponer un problema (pues no todo el mundo actúa con el debido respeto hacia la naturaleza), que se ve agravado por la tendencia de las administraciones locales a facilitar el acceso a estas zonas mediante la construcción y/o mejora de las vías de acceso. Por su parte, los daños ocasionados por el pastoreo derivan de la preferencia de las cabras por comerse los primordios foliares pero, sobre todo, por los procesos de erosión que desencadenan. Las amenazas provocadas por el urbanismo no parecen afectar a la mayoría de las poblaciones naturales de este taxon, aunque no hay que perder de vista que se

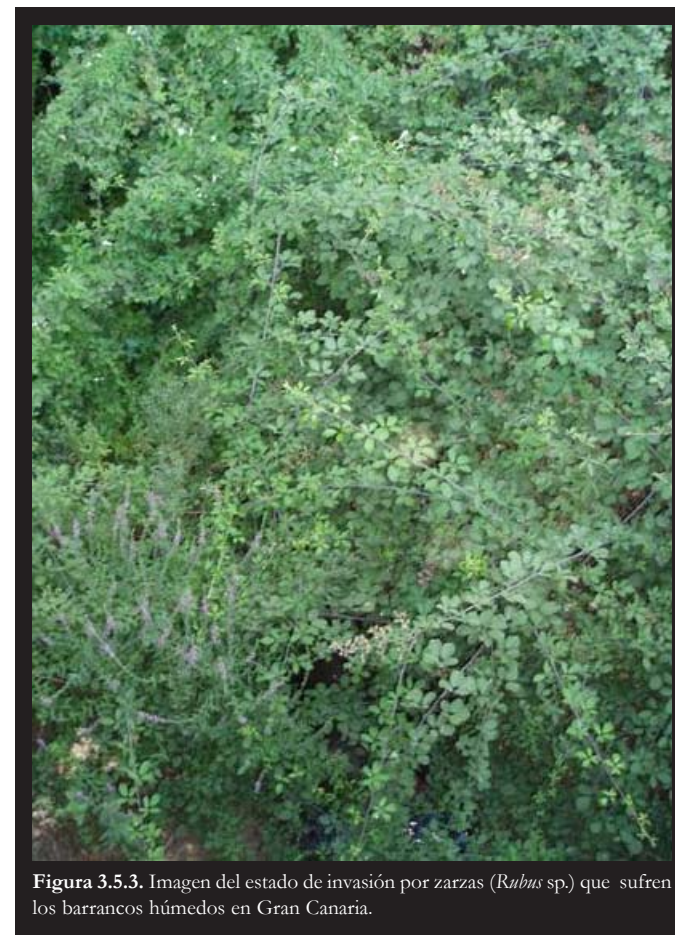


Figura 3.5.3. Imagen del estado de invasión por zarzas (*Rubus* sp.) que sufren los barrancos húmedos en Gran Canaria.

está hablando de Gran Canaria donde, desgraciadamente, la construcción indiscriminada es una auténtica lacra.

Uno de los factores de amenaza más comunes entre las poblaciones naturales, es el derivado de los accidentes potenciales (desprendimientos y corrimientos de tierra). Sin embargo, este tipo de fenómenos no suceden con frecuencia, por lo que su importancia depende más de las características de la población. Por ejemplo, los 180 individuos que componen la población de *Barranco Hondo* se disponen sobre pequeños taludes al pie de escarpes rocosos. En este caso un desprendimiento puede tener consecuencias catastróficas. Sin embargo, un desprendimiento en la población de Tenteniguada (55.200 individuos) posiblemente no tendría repercusiones demasiado graves.

Medidas de conservación que se recomienda adoptar

A la vista de lo anteriormente expuesto, y teniendo en cuenta las medidas de conservación existentes (apartado 3.4.1.) se recomienda que a la mayor brevedad:

1. Se cumplan las medidas de conservación ya vigentes. Entre ellas, que con carácter prioritario se elabore el *Plan de de Conservación del Hábitat*, tal y como esta establecido por ley en virtud de la inclusión de este taxon en el *Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias* bajo la categoría de *Sensible a la Alteración de su Hábitat*. Este Plan debería incluir medidas legales de conservación para todas las poblaciones naturales de este taxon y un programa de erradicación de cañas (*Arundo donax*), zarzas (*Rubus* sp.) y tune-ras (*Opuntia* sp.) en todas ellas.
2. Se incluya este taxon en el *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas*, en la categoría de *Vulnerable* (B2a,b,c,d).

3. Se modifique su catalogación en la *Lista Roja de la Flora Vascular de España*, pasando a la categoría VU [B2ab (i, ii, iii, iv) D2].
4. Se disponga de al menos una muestra representativa de todas las poblaciones naturales en bancos de germoplasma.
5. Se establezcan mecanismos efectivos de control sobre la utilización de esta especie con fines ornamentales.
6. Se establezcan medidas para la divulgación social de la problemática de esta especie y, por ende, del monte verde.

3.5.2. *E. ONOSMIFOLIUM* SSP. *SPECTABILE*

Corología actual y potencial

En relación a este aspecto sólo querríamos señalar que consideramos que la aparición de dos nuevas localidades para este taxon no debe interpretarse como una señal de que esta especie se encuentra en proceso de expansión sino que, probablemente, ello se deba a que la dificultad y el riesgo de caminar por estas montañas (ver figura 3.4.6.c.), haya hecho de ellas un rincón muy poco visitado.

Estado de conservación y grado de amenaza del taxon

Al igual que en el caso de *E. callithyrsom*, de nuevo nos encontramos con un taxon que se caracteriza tanto por la elevada fragmentación de su distribución como por la enorme desigualdad en el reparto de los efectivos en las distintas poblaciones. Pero en este caso existen además otros agravantes: el número de efectivos de este taxon apenas alcanza el millar y medio, y además existen indi-

cios de erosión genética. Si a ello le añadimos la devastadora invasión de que son objeto sus poblaciones naturales por parte de especies alóctonas y la ausencia de medidas legales de conservación, podemos afirmar que la situación de este taxon es *alarmante* y que es necesario adoptar con carácter urgente medidas de conservación.

De acuerdo con los resultados obtenidos, si nos guiamos por los *Criterios Orientadores para la Inclusión de Táxones y Poblaciones en Catálogos de Especies Amenazadas* (VV.AA, 2004), esta especie se debería considerar como *En Peligro* (B1 y 2c). Pero si realizamos la catalogación en virtud del *Decreto 151/2001, de 23 de julio, por el que se crea el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias*, la categoría correspondiente sería la de *Sensible a la Alteración de su Hábitat* (ver Anexo II, tabla 3.1.1.).

Por otro lado, en función de los *Criterios y Categorías de la IUCN 2000, versión 3.1.* (IUCN, 2001), *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* debería clasificarse en la categoría EN [B1a, b(iii,iv), 2a, b(iii,iv)] (ver Anexo II, tabla 3.1.2.). Esta categoría de *En Peligro* coincide con la de la *Lista Roja de la Flora Vascular Española 2000*, aunque no por los mismos criterios (ver tabla 3.1.3.). A continuación exponremos brevemente los motivos en los que se basa nuestra propuesta.

Especialmente, todas las poblaciones se caracterizan por ocupar una superficie muy reducida. En conjunto y tomando de nuevo como base la cuadrícula UTM 1x1, tanto el *área de extensión de presencia* como el de *ocupación* de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, equivaldría a unos 6 Km² (en el caso de este taxon y con la unidad de medida elegida, ambas áreas son coincidentes). Por lo tanto, se cumplen los requisitos necesarios para la catalogación de este taxon como *En Peligro* según los criterios B1 y B2.

De acuerdo con los criterios de BLANCA & MARRERO (2004), el nivel de fragmentación de este taxon se puede considerar como *alto* (“*más del 50% de los*

efectivos del taxon se concentran en menos de cinco poblaciones con efectivos superiores al mínimo viable poblacional”) lo que, según estos autores, es el aplicable a la categoría de *En Peligro*. Además, el número de poblaciones conocidas es de cuatro. Por ambos motivos son aplicables los criterios B1a y B2a (es decir, cuando la especie se encuentra “*severamente fragmentadas o se sabe que no existe en más de cinco localidades*” –IUCN, 2001-).

Además, siguiendo de nuevo los criterios de estos autores, también en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se puede considerar que el valor de la *población mínima viable* oscila entre 100 y 200 individuos. De acuerdo con ello, la población de *Guguy* se encontraría en el umbral de lo que se considera una población viable para este taxon y/o quizá por debajo de él, mientras que las poblaciones de *Montaña de Amurga* y *E. Cedro*, se encontrarían en el límite. Es decir, entre el 25 y el 75% de las poblaciones de este taxon posiblemente se encuentran en el borde de su valor mínimo poblacional.

Carecemos de datos para establecer con certeza si este área y/o el número de individuos de las poblaciones fueron o no mayores en el pasado, pero creemos que existen indicios suficientes (especialmente por la increíble invasión de sus hábitats naturales por especies alóctonas) para considerar que estas poblaciones han sufrido y sufren una importante regresión de sus poblaciones naturales. Por otro lado, la práctica inexistencia de acciones legales para paliar esta situación hace más que previsible que la tendencia hacia la desaparición de esta especie continúe, al menos a medio plazo. De acuerdo con estas consideraciones, consideramos aplicables los criterios B1b(iii, iv) y B2b (iii, iv) (es decir, se produce una “*disminución continua, observada, inferida o proyectada*” entre otros en “(iii) *área, extensión y/o calidad del hábitat; (iv) número de localidades o subpoblaciones*”).

Medias de conservación que se recomienda adoptar

En virtud de lo expuesto anteriormente, se considera que con carácter *urgente* se deben adoptar las siguientes medidas:

1. Inclusión en el *Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias*, en la categoría de *Sensible a la Alteración de su Hábitat* y realización de un *Plan de Conservación del Hábitat* correspondiente. Al igual que en el caso de *E. callithyrsum* se considera fundamental que dicho *Plan* se lleve a la práctica, así como que en él se incluyan todas las poblaciones naturales y se contemple un plan de erradicación las especies invasoras.
- 3 Inclusión de este taxon en el *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas*, en la categoría de *En Peligro* (B1 y 2c).
4. Conservación de al menos una muestra representativa de todas las poblaciones naturales en bancos de germoplasma.

Además, se proponen dos recomendaciones:

1. La modificación de su catalogación en la *Lista Roja de la Flora Vascular de España*, por la categoría EN [B1a, b(iii,iv), 2a, b(iii,iv)]
2. El establecimiento de medidas para la divulgación social de la problemática de esta especie

3.6. CONCLUSIONES

E. callithyrsum

* De las 38 citas previas existentes para este taxon, 18 (43,9%) han sido confirmadas, 18 (43,9%) no han sido encontradas y 2 (4,9%) no han sido confirmadas. De las citas no encontradas, 3 (7,3%) han sido descartadas, 14 (34,1%) no han sido descartadas y 1 (2,4%) se considera extinta. Además, se ha localizado la presencia de 3 nuevas poblaciones naturales (*Barranco de Los Tilos*, *Barranco de La Virgen* y *Utiaca*).

* Esta especie se distribuye en diversas localidades dentro del área de influencia de los alisios de la isla de Gran Canaria, en lo que posiblemente son relictos de una distribución más amplia y continua. Por lo general se trata de áreas de carácter geológico y edafológico diverso, situadas sobre encajamientos fluviales, entre los pisos termomediterráneo y mesomediterráneo inferior, y caracterizadas por ombrotipos de tipo seco superior y subhúmedo. En ellas normalmente se desarrollan etapas de sustitución del monte verde, generalmente retamares-escobonales de *Teline microphylla* y *Chamaecytisus proliferus*, en las que es frecuente la presencia de especies con mayores requerimientos hídricos.

* El número total estimado de adultos reproductores asciende a 76.670 individuos.

* A pesar de que este número puede parecer elevado, son varios los factores por los que se considera que el estado de conservación de este taxon es *muy preocupante*. Entre ellos destacan dos:

1- Su distribución se caracteriza por ser *moderadamente fragmentada* y muy desigual: mientras que el 95,6% de todos los efectivos se localizan en tres de las catorce poblaciones conocidas (y el 72,0% sólo en la de *Tenteniguada*), hasta un

37,5% de las poblaciones se encuentran por debajo del *tamaño mínimo viable poblacional*.

2- El taxon se encuentra en un proceso de clara *disminución continua*, tanto de sus *áreas de extensión de presencia y de ocupación*, como en lo que respecta a la calidad de su hábitat, que no tiene visos de frenar a corto o medio plazo.

* El principal factor de amenaza actual procede de la intensa colonización de su hábitat por parte de zarzas (*Rubus* sp.), cañas (*Arundo donax*) y tuneras (*Opuntia* sp.). No obstante, también se deben señalar los daños que ocasionan las actividades de pastoreo (principalmente por la erosión que provocan, pero también por los efectos directos del ramoneo), y las debidas a la presión antrópica (principalmente como consecuencia de la afluencia cada vez mayor de visitantes y, puntualmente, de la de diversas actividades de construcción). Finalmente, es necesario indicar que su cada vez más frecuente cultivo ornamental, si no se planifica, puede suponer una amenaza para la identidad genética de las poblaciones naturales.

* Se sugiere la nueva catalogación de esta especie como:

- *Vulnerable* (B2a,b,c,d) según los *Criterios Orientadores para la Inclusión de Táxones y Poblaciones en Catálogos de Especies Amenazadas* (Ministerio Medio Ambiente- Dirección General Biodiversidad, 2004).

- *Vulnerable* [B2ab (i, ii, iii, iv) D2] según los *Criterios de Amenaza de la Lista Roja de la UICN 2000, versión 3.1*. (UICN, 2001).

* Se confirma su catalogación como *Sensible a la Alteración de su Hábitat*, según el *Decreto 151/2001, de 23 de julio, por el que se crea el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias* (Artículo 1).

* Se propone un conjunto de nuevas medidas de conservación, entre las que se considera fundamental el desarrollo y cumplimiento del *Plan de Conservación del Hábitat* establecido por el *Decreto 151/2001, de 23 de julio*. Se recomienda que en dicho plan se incluya la protección de todas las poblaciones naturales así como un programa de erradicación de zarzas (*Rubus* sp.), cañas (*Arundo donax*) y tuneras (*Opuntia* sp.).

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

* Se ha confirmado la presencia de esta especie en las cuatro citas previas existentes, y se han encontrado dos nuevas localidades (*Montaña de El Cedro* y *Degollada de Aguas Sabinas*).

* Habita en rincones húmedos del conjunto montañoso situado en el oeste de Gran Canaria formado por las montañas de El Cedro, Amurga, Horgazales y El Lechugal, entre los 500 y los 700 m.s.n.m., en un entorno semiárido correspondiente al piso inframediterráneo xérico semiárido-inferior. Normalmente se distribuye en laderas empinadas situadas al pie de escarpes rocosos, sobre ellos y en las cabeceras y tramos altos de pequeños barrancos angostos, siempre en orientaciones N-NO y en zonas bajo la influencia de los vientos húmedos del SO. Geológicamente se trata de materiales basálticos y sálicos del Mioceno sobre los que se han desarrollado suelos de tipo litosol-argid. Muchos de estos lugares corresponden a antiguas terrazas de cultivo hoy en día abandonadas y en proceso de colonización vegetal. En general la vegetación corresponde a un matorral mixto caracterizado por la presencia de *Euphorbia regis-jubae*, *Sonchus acaulis*, *Salvia canariensi* y *Kleinia neriifolia*.

* El número total de adultos reproductores censados asciende a 1.536 individuos.

* El estado de conservación de este taxon es *alarmante*. Los principales motivos en los que se basa dicha consideración son los siguientes:

1- Presenta una distribución *severamente fragmentada* y muy desigual: mientras que el 63,5% del total de los individuos pertenecen a una misma población (*Barranco de El Portezuelo*), entre el 33,3 y el 100,0% de las poblaciones restantes se encuentran en el borde de su valor mínimo poblacional.

2- A igual que *E. callithyrsum*, este taxon también se encuentra en un proceso de clara *disminución continua*, tanto de sus *áreas de extensión de presencia* y *de ocupación*, como en lo que respecta a la calidad de su hábitat.

3- La ausencia de medidas legales de conservación, hacen previsible que esta situación se mantenga, al menos a medio plazo.

* El principal factor actual de amenaza es de origen biótico y está provocado por la competencia vegetal, principalmente con las especies *Oxalis* sp. y *Drusa glandulosa* durante las etapa de plántula, y con las especies *Arundo donax*, *Rubus* sp. y *Opuntia* sp. durante la etapa adulta. Otros factores de amenaza provienen de accidentes provocados por la exposición de estas plantas a desprendimientos y por el pastoreo.

* Se sugiere la nueva catalogación de esta especie como:

- *En Peligro* (B1 y 2c), según los *Criterios Orientadores para la Inclusión de Táxones y Poblaciones en Catálogos de Especies Amenazadas* (Ministerio Medio Ambiente-Dirección General Biodiversidad, 2004).

- *Sensible a la Alteración de su Hábitat*, según el *Decreto 151/2001, de 23 de julio, por el que se crea el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias* (Artículo 1).

- EN [B1a, b(iii,iv), 2a, b(iii,iv)], según los *Criterios de Amenaza de la Lista Roja de la UICN 2000, versión 3.1.* (UICN, 2001).

* Se propone un conjunto de nuevas medidas de conservación, entre las que se consideran fundamentales tres:

1- La protección legal de esta especie. Para ello se propone que con carácter urgente sea incluida en el *Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias*, en la categoría de *Sensible a la Alteración de su Hábitat*, y en el *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas*, en la categoría de *En Peligro* (B1 y 2c).

2- El desarrollo y cumplimiento de un plan de conservación del hábitat en el que se incluya la protección de todas las poblaciones naturales así como un programa de erradicación de las especies invasoras.

3- La conservación de al menos una muestra representativa de todas las poblaciones naturales en bancos de germoplasma.



Biología reproductiva

A François Tapia

Capítulo 4

Biología floral

A Lucía Guevara

4.1. INTRODUCCIÓN

Los estudios de sobre la biología reproductiva de las especies tienen una importancia fundamental en su conservación pues suponen un paso necesario para poder: 1. detectar la existencia de anomalías reproductivas en ellas; 2. interpretar adecuadamente los resultados provenientes de técnicas moleculares, relativos a la diversidad y estructura genética de las poblaciones naturales; y 3. establecer estrategias de recuperación adecuadas y eficaces. Por lo tanto, no es posible establecer programas de conservación y/o restauración efectivos sin un conocimiento previo de la biología reproductiva de las especies (HAMRICK *et al*, 1991; KARRON, 1987; BARRETT & KOHN, 1991; HOLSINGER & GOTTLIEB, 1991; BERNARDELLO *et al*, 2001; PÉREZ DE PAZ, 2002). A continuación se desarrolla el primero de los tres capítulos centrados en el estudio de la biología reproductiva de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, y que está dedicado al estudio de su biología floral.

Las flores son los órganos sexuales de los vegetales superiores, y en esta función reproductiva realizan varios papeles: producen los gametos, intervienen en los procesos de polinización y fecundación, y en la formación y dispersión de las semillas. Los gametos masculinos y femeninos se forman en partes diferentes de la flor: el androceo, en cuyos estambres se produce el polen o gametofito masculino, móvil, que se tendrá que desplazar para alcanzar en el gineceo al óvulo, o gametofito femenino, inmóvil, pudiéndose producir entonces la doble fecundación. Este proceso se denomina polinización y las estructuras y mecanismo con que se lleva a cabo se denominan sistemas de polinización (RICHARDS, 1997).

Excepto en el caso de las plantas autógamas estrictas (ver Capítulo 5, apartado 5.1.1), para llevar a cabo la polinización es necesaria la intervención de vectores de transporte de polen. En el caso del género *Echium* la polinización suele estar mediada por insectos. Principalmente se trata de himenópteros

Este estudio fue realizado con la colaboración de Ruth Jaén Molina (dicogamia), Julia Pérez de Paz (fotografías M.E.B.), Moisés Soto y Óscar Saturno (néctar), a quienes deseo expresar mi agradecimiento por ello.

(Hymenoptera: Apoidea -abejas y abejorros-), pero además se han observado diversas especies de lepidópteros, coleópteros y dípteros, así como pájaros (BRAMWELL, 1972b; CORBET, 1978a y 1978b; CORBET & DELFOSSE, 1984; OLESEN, 1988; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; GUITIÁN *et al.* 1993; KRAEMER & SCHMITT, 1997; OLESEN *et al.* 2002; VALIDO *et al.* 2002 y 2004; DUPONT & SKOV, 2004; DUPONT *et al.* 2004a), e incluso lagartos (José Carvalho, com. pers.).

El comportamiento de los polinizadores depende de diversos factores. Algunos son innatos a su propia naturaleza (p.e. memoria, preferencias cromáticas, capacidad de aprendizaje), pero otros derivan de su experiencia, o de sus necesidades fisiológicas (WASER, 1983; RISCH, 1984; KEVAN, 1972; CHITTKA & WASER, 1997; GIURFA *et al.* 1999). Como consecuencia del papel fundamental que desempeñan los vectores de polinización sobre el flujo génico de las plantas, dicho comportamiento tiene importantes repercusiones sobre éstas. Por eso, a lo largo de la evolución las plantas han desarrollado una infinidad de estructuras y mecanismos para atraerlos, alimentarlos, engañarlos, protegerlos,... adaptándose y aprovechando sus capacidades, limitaciones y necesidades (PROCTOR *et al.* 1996; RICHARDS, 1997).

Una de las principales formas de reclamo de las flores es el color (GORI, 1983; WASER, 1983; WEISS, 1995 y 1997; WEISS & LAMONT, 1997; IDA & KUDO, 2003). En el caso del género *Echium* se trata, además, de un carácter con importancia taxonómica (GIBBS, 1971; BRAMWELL, 1972a). En este género las flores pueden presentar una amplia gama de colores entre el azul, el rojo y el blanco. Este cromatismo floral se caracteriza, además, porque no es estático, sino que varía a lo largo del ciclo floral (LEMS & HOLZAPFEL, 1968; CORBET, 1978b; OLESEN, 1979 y 1988; CASPER & LA PINE, 1984; MOELIONO, 1987; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; WEISS & LAMONT, 1997; ZOLLER *et al.* 2002).

Además de reclamos, las flores suelen ofrecer diversos tipos de recompensas, generalmente en forma de néctar y/o polen. Las flores del género *Echium* se caracterizan por ser melíferas, como así lo atestigua la recolección tradicional de miel sobre estas plantas (SAÍNZ LAÍN & GÓMEZ FERREPAS, 1999). Algunos estudios llevados a cabo en *E. vulgare* indican que existe un componente genético que determina la producción de néctar en este género (LEISS *et al.* 2004), aunque esta variable depende en gran medida del entorno en el que se desarrollen las plantas (LEISS & KLINKHAMER, 2005a), habiéndose demostrado que en esta especie existe un mosaico espacial en la producción de néctar por planta (LEISS & KLINKHAMER, 2005b) que podría responder a ambas causas. Además, al igual que sucede con el color, se ha comprobado que en este género la producción de néctar también experimenta cambios durante el ciclo floral. Se trata de variaciones tanto del volumen como de la concentración del néctar (BOËTIUS, 1948; CORBET, 1978a y b; CORBET & DELFOSSE, 1984; OLESEN, 1988; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; KRAEMER & SCHMITT, 1997; KLINKHAMER *et al.* 2001; VALIDO *et al.*, 2004 y 2005).

Tanto los cambios de color como de recompensa floral pueden tener múltiples efectos sobre el comportamiento de los polinizadores y, por lo tanto, sobre el tipo de cruzamiento y el éxito reproductivo de las especies (KLINKHAMER *et al.* 2001; KLINKHAMER & VAN DER LUGT, 2004; LEISS & KLINKHAMER, 2005). De hecho, la variación fenológica del tipo y/o cantidad de reclamos y recompensas, puede entenderse como mecanismos mediante los cuales las plantas regulan la actividad de los polinizadores y, por lo tanto, hasta cierto punto la naturaleza de sus propios cruzamientos (KLINKHAMER *et al.* 1994; IWASA *et al.* 1995; IDA & KUDO, 2003), aunque las interacciones planta- polinizador dependen en gran medida del contexto ecológico en el que se desarrollan (KLINKHAMER *et al.* 2001; KLINKHAMER & VAN DER LUGT, 2004; LEISS & KLINKHAMER, 2005b). Como veremos en los próxi-

mos capítulos, en el caso de los cuatro táxones que nos ocupan resultan de especial interés aquéllos mecanismos que evitan la auto-fecundación y/o promueven la fecundación cruzada. Dentro de los primeros, y en el contexto de la flor individual, cabe destacar el carácter dicógamo del género *Echium*.

Dentro de una flor hermafrodita, existen dos formas de separación de los sexos: espacial o temporalmente. A la primera se le denomina *hercogamia* y a la segunda *dicogamia*. A su vez, se distinguen dos tipos de dicogamia según si madura primero el androceo (*protándria*) o el gineceo (*protoginia*). Las especies del género *Echium* se caracterizan por ser protándricas (CORBET, 1978b; CORBET & DELFOSSE, 1984; OLESEN, 1988; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; HESLOP-HARRISON, 1981). Hasta la fecha, la naturaleza protándrica en este género se ha establecido a través de marcadores morfológicos. Concretamente, se ha considerado la fase masculina a través del período de presentación del polen, y la femenina a través del grado de ejerción del estilo respecto a la corola y los estambres, de la separación de las ramas estigmáticas y del aspecto de los estigmas. Según los resultados obtenidos, parece que puede existir un período de solapamiento entre ambas fases, en el que podría incluso producirse autogamia (OLESEN, 1988). De hecho, BRAMWELL (1972a) llega incluso a hablar de homogamia en el caso de algunos táxones leñosos del género.

Aunque tradicionalmente se ha interpretado la dicogamia como un mecanismo para reducir la auto-fertilización (EHRENDORFER, 1979; DEVLIN & STEPHENSON, 1984; RICHARDS, 1997), en realidad puede cumplir otras funciones, como por ejemplo evitar la interferencia recíproca entre las funciones sexuales masculina y femenina o promover la alogamia (por ejemplo, mediante la presentación temprana del polen o la prolongación de su período de presentación, especialmente en el caso de la protandria), o minimizar la competencia por los recursos entre las funciones masculina y femenina (WILLSON, 1979; LLOYD & YATES, 1982; WYATT, 1983; BERTIN & NEWMAN, 1993

y referencias en él; HARDER & BARRETT, 1995; BARRETT, 2003; SARGENT *et al.*, 2006). De hecho, el modelo teórico desarrollado por SARGENT *et al.* (2006) predice que las principales fuerzas promotoras de la evolución de la dicogamia son evitar las interferencias antera-estigma y la autogamia (*sensu lato*). Sin embargo, dado que la dicogamia es un fenómeno igualmente común en especies auto-compatibles como auto-incompatibles (ver BARRETT, 2003 y referencias en él), los mismos autores opinan que probablemente el principal promotor evolutivo de la dicogamia ha sido el de evitar las interferencias antera-estigma. La duración de ambas fases puede ser diferente y/o estar asociada con cambios en diversas características florales, lo que a su vez puede tener consecuencias sobre el número de visitas de los polinizadores y/o su patrón de forrajeo (DEVLIN & STEPHENSON, 1984; ZOLLER *et al.* 2002).

En el caso del género *Echium* la morfología del estigma juega un papel fundamental en el proceso de la dicogamia. Se trata del estigma típico de las boragináceas, es decir, de tipo seco y papiloso, con papilas unicelulares de forma ameboide (HESLOP HARRISON, 1981). Durante el desarrollo del estigma (fase masculina de la flor) las papilas están turgentes, lo que provoca que sus *sombrerillos* permanezcan yuxtapuestos. Pero una vez que alcanza su madurez (fase femenina) las papilas pierden parte de su turgencia y aparecen huecos entre ellas. Al contrario que en otras familias con estigmas secos papilosos, en las boragináceas las condiciones necesarias para la germinación de los granos de polen no se encuentran en la superficie superior de las papilas sino en las partes basales de los estigmas (HESLOP HARRISON, 1981). Por ello, para que un grano de polen germine es necesario que previamente sea introducido en los huecos situados en la base de las papilas estigmáticas.

El período de vida de las flores suele ser de tres días (en el primero se desarrolla la fase masculina, en el segundo la femenina, durante el tercero se marchitan y a lo largo de los dos días siguientes se desprenden de la base y caen - CORBET, 1978b; CORBET & DELFOSSE, 1984; OLESEN, 1988; KLIN-

KHAMER & DE JONG, 1990-) y la tasa de apertura de flores por cincino suele ser de una diaria. Por lo tanto, en cada cincino normalmente se encuentran abiertas al menos tres flores en distinta fase fenológica (figura 4.1.1.).

En el presente capítulo se ha abordado el estudio de la biología floral siguiendo como hilo conductor la fenología intrafloral de las distintas especies. De manera complementaria, en *E. decaisnei* se ha llevado a cabo una comprobación experimental de la dicogamia, así como un análisis de la producción de néctar durante el ciclo de la flor. Con ello nuestro objetivo ha sido sólo el de realizar una primera aproximación a dos aspectos de la biología floral que pueden ser claves para la comprensión de los procesos de polinización.

La fenología intrafloral es una disciplina que se ocupa del estudio de los cambios que experimentan las flores a lo largo de su ciclo vital, y que pueden afectar a su disposición, estructura, color, olor, y al tipo, la cantidad y/o la calidad de las recompensas que ofrecen (DAFNI, 1992). Como acabamos de explicar, la importancia de estos cambios es fundamental en los procesos de polinización. Pero para poder comprenderlos en su dimensión real es necesario contemplar varios factores y distintos niveles de análisis. Por ello, aunque el presente estudio tiene un carácter fundamentalmente descriptivo, se ha procurado situar los resultados obtenidos en su contexto biológico, analizando con ayuda de la bibliografía, diferentes hipótesis sobre su funcionalidad. Evidentemente, al no haber realizado estudios paralelos sobre el comportamiento de los polinizadores, esta parte de la discusión es de naturaleza principalmente especulativa. Si nos hemos decidido a llevarla a cabo es porque consideramos que con ello podemos dejar algunas puertas abiertas hacia la mejor comprensión de la biología reproductiva y el desarrollo de futuras investigaciones sobre los sistemas de polinización en estas especies.

Además de éste, existe otro elemento en el presente capítulo que quizá pueda resultar conflictivo: el apartado sobre el cromatismo floral no- fenológi-



Figura 4.1.1. Durante el desarrollo de las inflorescencias, en cada cincino suelen encontrarse abiertas tres flores. (Fotografía: *E. decaisnei*).

co (es decir, sobre la existencia de formas heterocrómicas). Se trata de un estudio surgido *a posteriori*, tras comprobar la multitud de observaciones que a lo largo de los años fuimos recopilando. Lo que parecían notas inconexas, vistas en su conjunto cobraron cuerpo. La falta de un método sistemático en la recopilación de dicha información nos hizo plantearnos si debíamos ofrecer unos datos en nuestra opinión valiosos pero obtenidos de manera poco ortodoxa, u optar por presentar sólo aquéllos resultados obtenidos siguiendo unos procedimientos más clásicos y, por lo tanto, no incluir estas observaciones. Estamos convencidos de que se trata de una contribución de interés para el conocimiento de los tajinastes y, por ello, hemos decidido incluirla en este trabajo.

4.2. OBJETIVOS

El objetivo general del presente capítulo es contribuir al mejor conocimiento de la biología floral y, en concreto, de aquéllos mecanismos (morfológicos, estructurales y fisiológicos) florales que pudieran tener una mayor relevancia sobre los sistemas de cruzamiento (principalmente sobre la promoción o evitación de la auto/ alogamia).

Para conseguirlo, se han planteado los siguientes objetivos específicos:

1. Llevar a cabo un estudio de la fenología intrafloral de las especies, a través del cual:
 - 1.a. Realizar una descripción de la variación de las principales características morfológicas, estructurales y cromáticas de la flor durante la antesis.
 - 1.b. Identificar los posibles mecanismos de reclamo y recompensas florales, describir las variaciones que experimentan durante el ciclo de vida de la

flor y, en el caso de la producción de néctar, comprobar si existen o no diferencias entre flores hermafroditas y pistiladas.

- 1.c. Comprobar si se produce o no una separación espacial y/o temporal del androceo y el gineceo durante sus fases de madurez y, en este segundo caso, realizar una descripción del proceso.
- 1.d. De acuerdo con estos resultados y los antecedentes bibliográficos, establecer hipótesis sobre el significado y/o las consecuencias funcionales de dichos cambios sobre los procesos de la polinización y la dispersión de semillas.
2. Describir las distintas formas heterocrómicas observadas en cada uno de estos táxones.
3. Realizar una descripción de la fenología reproductiva de cada taxon.

4.3. MATERIAL Y MÉTODOS

Consideraciones preliminares acerca de la flor de *Echium* y nomenclatura empleada

Para el estudio estructural de la flor se ha tomado como referencia el esquema propuesto para el género por JOHNSTON (1953). Se han denominado como *lóbulos gemelos* a los situados en la zona abaxial, *lóculo impar* al que se encuentra en la zona adaxial y *lóbulos laterales* a los dos lóbulos simétricos que se sitúan entre ellos. Se ha denominado con el término *escotaduras* a los puntos de separación de dos lóbulos cualesquiera (figuras 4.3.1, 4.3.2. y 4.3.3.).

Con excepción de las ramas estigmáticas, se han identificado los distintos elementos de cada verticilo floral mediante un número que corresponde, de

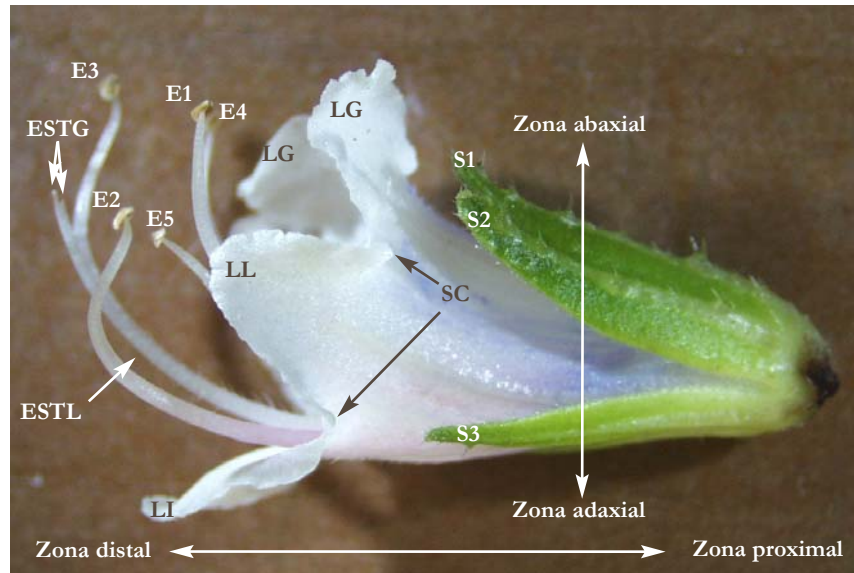


Figura 4.3.1. *E. decaisneii*, flor en vista lateral. Estructura e identificación de los elementos florales. S: sépalos; LG: lóbulos gemelos; LL: lóbulos laterales; LI: lóbulo impar; SC: escotaduras; E: estambres; ESTL: estilo; ESTG: estigma.

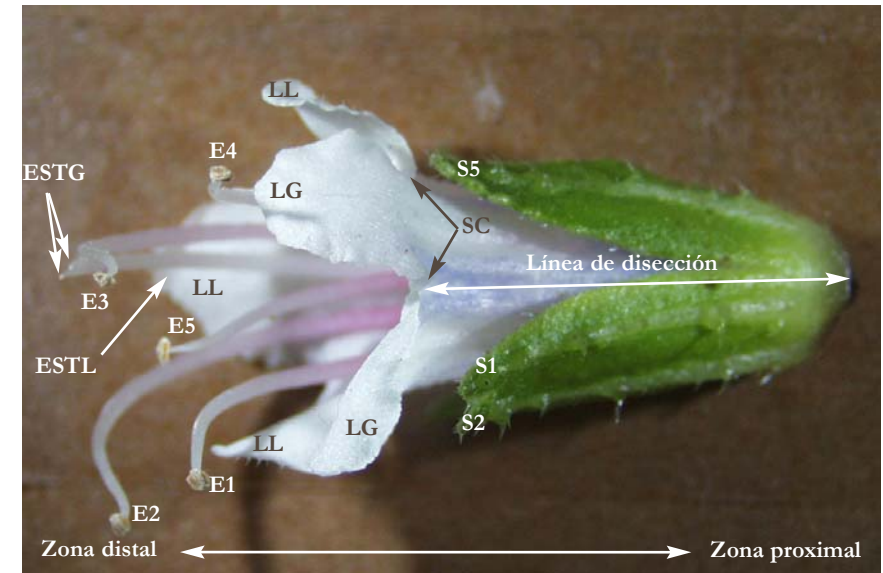


Figura 4.3.2. *E. decaisneii*, flor en vista abaxial. Estructura e identificación de los elementos florales. S: sépalos; LG: lóbulos gemelos; LL: lóbulos laterales; LI: lóbulo impar; SC: escotaduras; E: estambres; ESTL: estilo; ESTG: estigma.

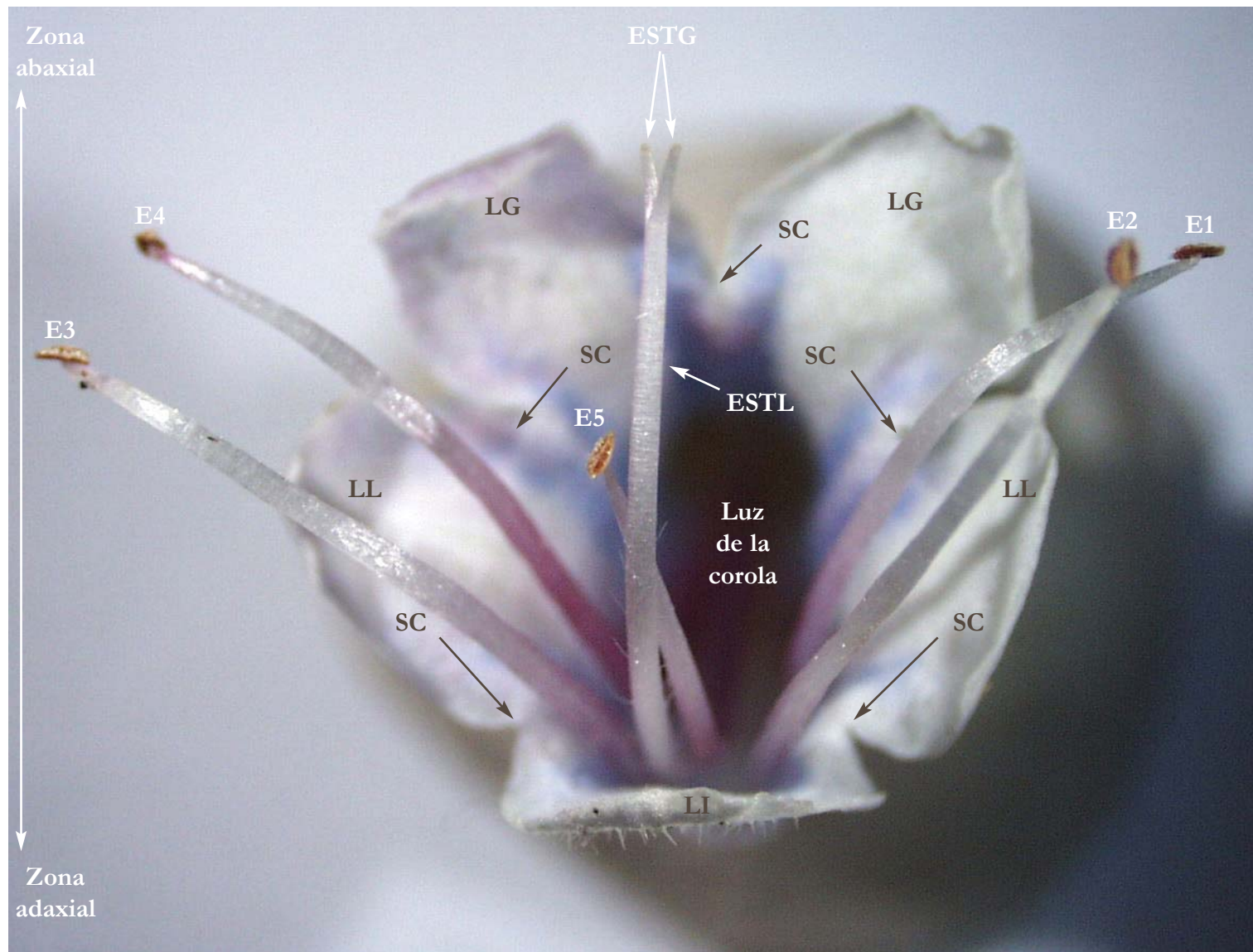


Figura 4.3.3. *E. decaisnei*, flor en vista frontal. Estructura e identificación de los elementos florales. S: sépalos; LG: lóbulos gemelos; LL: lóbulos laterales; LI: lóbulo impar; SC: escotaduras; E: estambres; ESTL: estilo; ESTG: estigma.

izquierda a derecha, al orden en que estarían dispuestos si se observara la zona interna de una flor diseccionada longitudinalmente entre los lóbulos gemelos (figura 4.3.4).

De acuerdo con MANKTELOW (2000), se ha considerado la corola como una forma de organización conjunta de los pétalos y los estambres, compuesta por una parte basal o proximal en la que los pétalos y los estambres se encuentran fusionados, y una parte distal en la que los pétalos se encuentran fusionados pero los estambres están libres. Esta división se apoya en estudios morfológicos que revelan que ontogénicamente las zonas proximales y distales de la corola se desarrollan a través de procesos diferentes, por lo que deben ser consideradas de forma independiente (ERBAR, 1991). Para distinguirlos seguiremos de nuevo a MANKTELOW (2000) que, de acuerdo con la terminología de RITTERBUSCH (1991), propone el nombre de *región sintapétala* para la porción proximal de la corola, donde se encuentra fundida con los estambres, y *región apostapétala* para la región distal, donde los estambres se encuentran libres. A su vez, en la región sintapétala se pueden distinguir otras dos regiones según el grado de inserción de los filamentos: la *región holosintapétala*, que se sitúa en la zona más basal de la flor y en la que los filamentos están completamente fusionados con la corola; y la *región hemisintapétala*, situada en la zona distal de la región sintapétala y en la que los estambres se insertan en la corola de manera más o menos decurrente (figuras 4.3.5 y 4.3.6). De aquí en adelante se emplearán los términos *tubo de la corola* como sinónimo de región sintapétala, y *zona de inserción de los estambres* en referencia a la región hemisintapétala.

4.3.1. FENOLOGÍA INTRAFLORAL

Consideraciones metodológicas preliminares

Este apartado consiste fundamentalmente en un estudio descriptivo de las variaciones que experimentan las principales características morfológicas, estructurales y cromáticas de la flor durante la antesis. Con carácter complementario, en *E. decaisnei* se han llevado a cabo otros dos estudios. El primero consiste en una comprobación experimental de su dicogamia, y el segundo en un análisis de su producción de néctar. Nuestra intención original era haber realizado ambos de manera más profunda y en los cuatro táxones. Sin embargo, debido a las limitaciones impuestas por la falta de tiempo y lo laborioso de estos experimentos, finalmente sólo pudimos llevar a cabo una serie de experimentos preliminares en una de estas especies. A pesar de ello, consideramos que el interés de los datos obtenidos justifica su inclusión en este trabajo.

La presentación de los materiales y métodos empleados se ha subdividido en tres partes: en el apartado 4.3.1.1. se expone el método empleado para el análisis de las variaciones morfológicas, cromáticas y estructurales de la flor a lo largo de la antesis; en el apartado 4.3.1.2. el relativo al estudio para comprobar la existencia de dicogamia en *E. decaisnei*; y en el apartado 4.3.1.3. el referido al estudio de las recompensas florales (incluido el de la producción de néctar en *E. decaisnei*).

Debido al gran número de variables empleadas (20 en total), y con el fin de facilitar tanto la lectura de los resultados como la comprensión del análisis y la discusión posteriores, se ha realizado una doble descripción de los resultados:

- 1- Por variables y, dentro de cada una, de manera comparativa entre los distintos táxones (apartados 4.4.1 y 4.4.2.) .

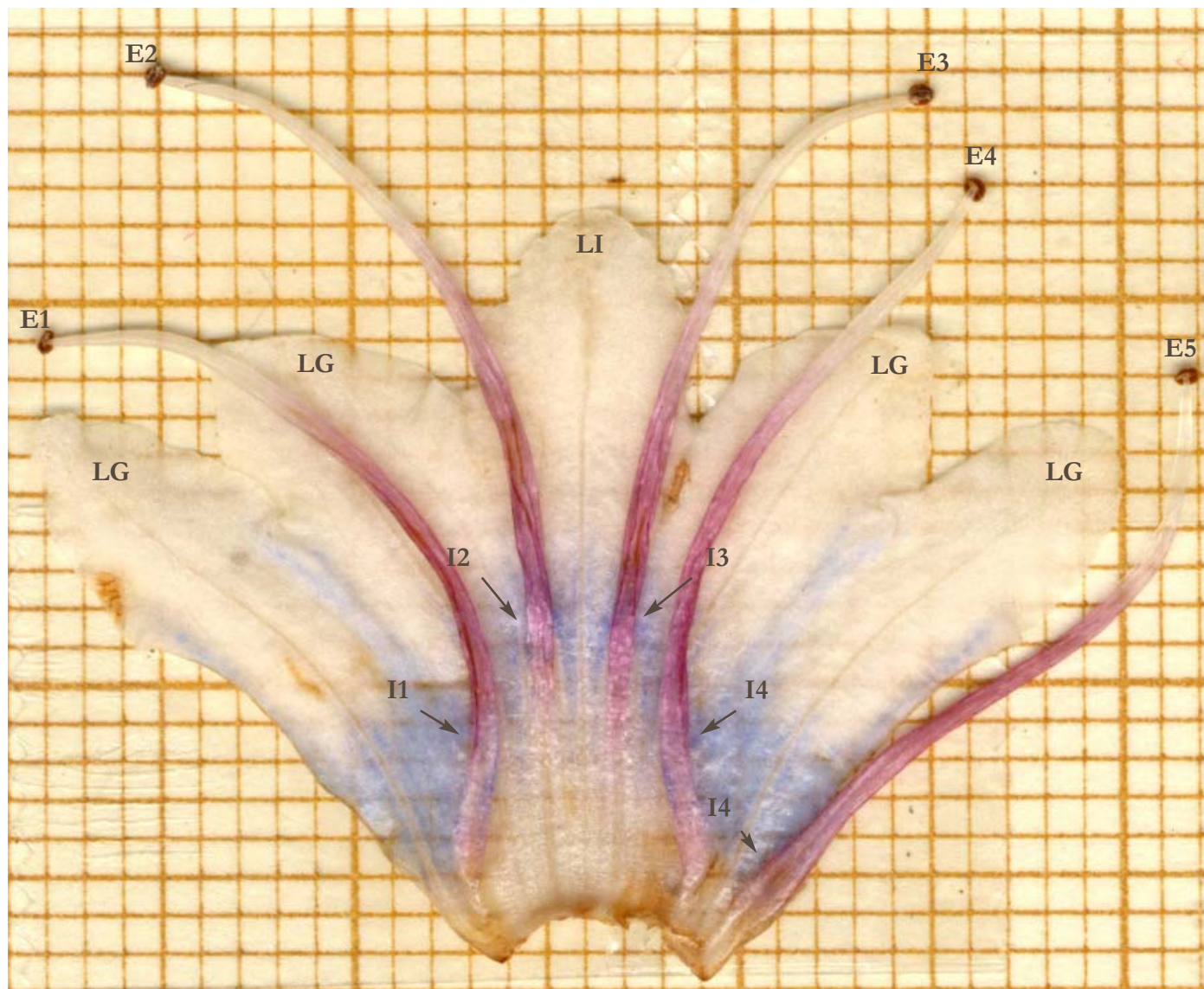


Figura 4.3.4. *E. decaisnei*, flor diseccionada longitudinalmente y escaneada. Identificación de los elementos de la corola y el androceo. LG: lóbulos gemelos; LI: lóbulos laterales; E: estambres; I: puntos de inserción.

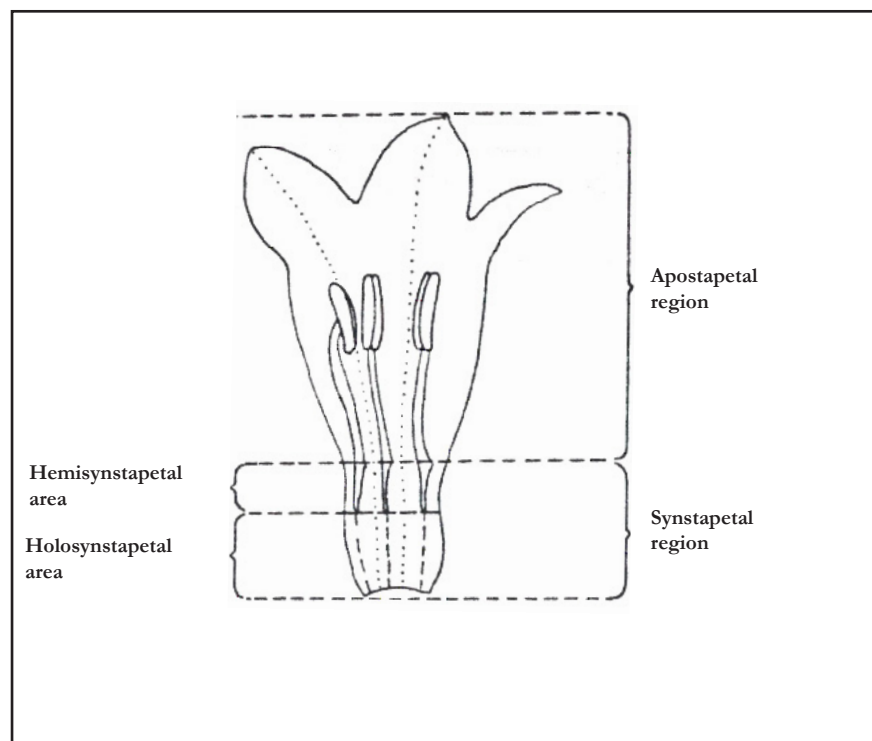


Figura 4.3.5. Esquema de la corola de Asteridae, diseccionada longitudinalmente, con los términos de las regiones de la corola (extraído de MANKTELOW, 2000).

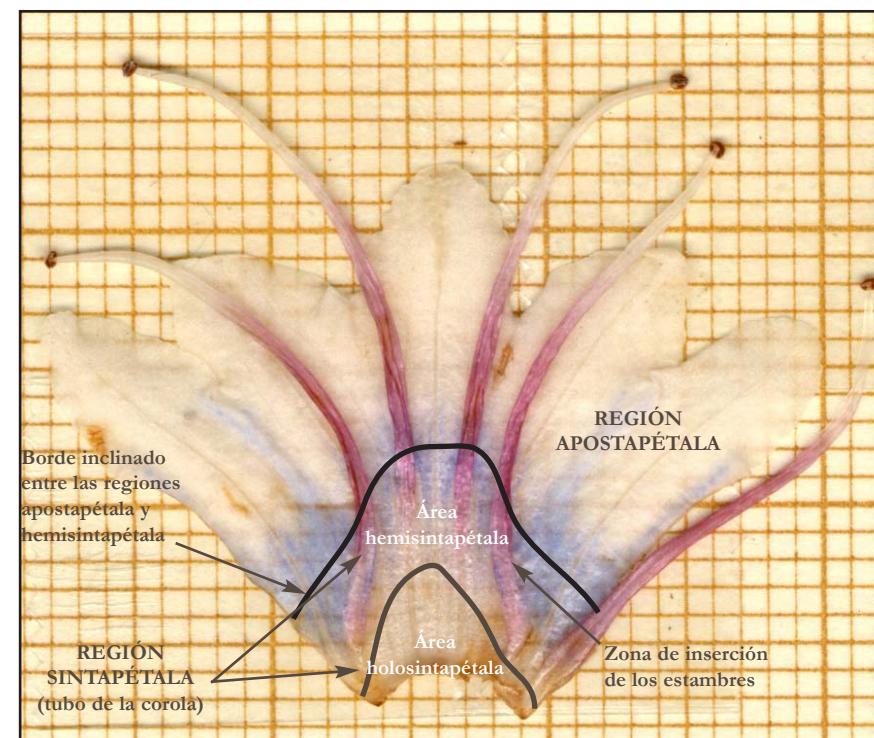


Figura 4.3.6. *E. decaisnei*, flor diseccionada longitudinalmente y escaneada. Identificación de las regiones de la corola de acuerdo con los términos establecidos por Ritterbush (1991, en MANKTELOW, 2000).

2- Por táxones, sintetizando la información relativa a cada uno de ellos mediante la descripción de su fenología floral (apartado 4.4.3.).

A través de el análisis comparativo de los resultados obtenidos para las cuatro especies (apartado 4.5.), se ha elaborado una discusión acerca de los patrones de fenología floral de estas especies (apartado 4.5.1.), la estereoestructura floral (apartado 4.5.2.), los mecanismos de reclamo y recompensa florales (apartado 4.5.3.), y sobre la existencia o no de una separación espacial y/o temporal del androceo y el gineceo durante sus fases de madurez (apartado 4.5.4.). Posteriormente, basándonos en estos resultados y en la bibliografía existente, se ha llevado a cabo una discusión complementaria sobre el posible significado funcional de algunas de las variaciones observadas durante la antesis (apartados 4.5.5., 4.5.6. y 4.5.7.).

A continuación se expone el material y métodos empleados en cada uno de los experimentos.

4.3.1.1. Análisis de las variaciones morfológicas, cromáticas y estructurales de la flor y definición de los estadios fenológicos de cada taxon

Tomando como referencia los antecedentes bibliográficos conocidos para el género (CORBET, 1978a y b; CORBET & DELFOSSE, 1984; OLESEN, 1988), y siguiendo los criterios de DAFNI (1992), se realizaron una serie de observaciones preliminares *in situ*, empleando una lupa de mano, mediante las cuales:

1. Se identificaron unos *marcadores fenológicos*, entendiendo por tales todas aquellas características florales en las que se observaron patrones regula-

res de cambio durante el ciclo de la flor. Finalmente se seleccionaron un total de 18 marcadores fenológicos.

2. Se determinaron los diferentes *estados* en que pueden encontrarse cada uno de ellos mediante el estudio de sus rangos de variabilidad máxima y sus formas de transición.
3. Se definieron unos *estadios fenológicos preliminares* mediante el reconocimiento de los patrones de variación conjunta de los marcadores fenológicos durante el ciclo de la flor. El número final de estadios definidos fue ocho.

Estas observaciones se realizaron sobre individuos cultivados en el Jardín Botánico *Viera y Clavijo* (JBVC) (diez de la población de la Degollada de Tartico en el caso de *E. decaisnei* -EDTp-, cinco de la población del Barranco de Antona en el caso de *E. callithyrsum* -ECUANT-, cinco de la población del Barranco de Tirajana en el caso de *E. onosmifolium* -EOTp-, y cinco de la población de la Montaña de El Cedro en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* -EOSv-), seleccionando en cada uno de ellos unas 25 flores representativas de cada una de las distintas etapas del ciclo floral (es decir, un total de 2.000 flores, 250 por taxon y estadio, en 8 estadios diferentes).

A continuación se enumeran y describen los marcadores fenológicos seleccionados. Sus estados y las codificaciones asignadas a cada uno de ellos se pueden consultar en la tabla 4.3.1. (figuras 4.3.7. a 4.3.24.).

- *Botón floral*, se ha valorado: en el periantio, los cambios en la *longitud relativa de pétalos y sépalos*; y en el androceo el *grado de dehiscencia de las anteras*.

- *Flor*, se ha valorado: en la corola, la *disposición de los lóbulos*, el *color* y el *grado de senescencia*; en el androceo, el *grado de curvatura* y el *color de los estambres*, y el *contenido polínico de las anteras*; en el gineceo, su *disposición relativa al androceo*, el *grado*

de curvatura y el color del estilo, el grado de separación de las ramas estigmáticas, la presencia de tubos polínicos el grado de separación de las papilas estigmáticas, y la presencia de granos de polen entre ellas. La cuantificación de estas características se ha realizado de acuerdo con el patrón de simetría floral, es decir, en la corola se han tratado conjuntamente los dos lóbulos gemelos por un lado y los laterales por otro, y en el androceo se ha hecho lo mismo con los pares de estambres 1- 4 y 2- 3. El lóbulo impar y el estambre 5 se han considerado de manera independiente.

Se establecieron los siguientes *estadios fenológicos preliminares* (E.F.P.):

- *Estadio 0: yema floral.* El cáliz se ha abierto, dejando ver la corola, y los pétalos tienen una posición inferior o igual a la de los sépalos.

- *Estadio 1: botón sin orificio.* La longitud de los pétalos sobrepasa a la de los sépalos y la supera hasta casi el doble.

- *Estadio 2: botón con orificio.* La longitud de los pétalos es superior al doble de la longitud de los sépalos. Los estambres son visibles pero aún no se han desplegado completamente los lóbulos de la corola.

- *Estadio 3: flor joven.* La corola presenta un aspecto muy turgente, las anteras están repletas de polen y el estilo se encuentra poco desarrollado.

- *Estadio 4: transición.* La flor presenta un conjunto de características intermedias entre las del estadio 3 y el 5. Debido a la gran variabilidad de tipos posibles en este gradiente intermedio, se ha considerado adecuado definir un E.F.P. independiente en el que incluirlos.

- *Estadio 5: flor madura.* La corola no presenta aspecto turgente, en ocasiones incluso muestra signos de marchitez. Los filamentos estaminales están retorcidos y las anteras casi siempre vacías. El estilo ha seguido creciendo y el estigma

alcanza o supera el punto de curvatura más distal de los estambres. Ramas estigmáticas separadas.

- *Estadio 6: flor marchita.* La corola presenta claros signos de marchitez pero se mantiene durante un tiempo sobre el cáliz, pudiendo ser desprendida de él con facilidad. El gineceo tiene un aspecto turgente.

- *Estadio 7: fructificación.* La corola se desprende. El cáliz se seca y, en ocasiones, se elonga. En el gineceo maduran las núculas.

A continuación se procedió a cuantificar la frecuencia de los distintos estadios de cada marcador en los diferentes E.F.P. Se emplearon entre cinco y diez individuos por taxon, procedentes de poblaciones cultivadas en el JBVC, y sólo en el caso de *E. callithyrsum* se emplearon, además, individuos silvestres. En aquéllos táxones en los que los individuos procedían de más de una población (*E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*), los datos fueron evaluados de manera conjunta. En la tabla 4.3.2. se presentan las poblaciones seleccionadas, así como el número de flores empleadas por taxon y estadio.

El estudio se realizó sobre individuos hermafroditas, seleccionando un mínimo de cinco plantas y 25 flores por taxon y estadio. En total, se estudiaron un total de 1.120 flores (311 en *E. decaisnei*, 320 en *E. callithyrsum*, 230 en *E. onosmifolium* y 259 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*). En cada una de ellas se valoró, de acuerdo con la codificación establecida (tabla 4.3.1.), el estado correspondiente de cada uno de los marcadores seleccionados. Seguidamente, en cada E.F.P. se calcularon, para cada marcador, los porcentajes correspondientes a sus diferentes estados. Este trabajo se realizó durante el pico de floración. Se emplearon flores frescas que tras ser recolectadas fueron conservadas en botes de plástico a 4°C hasta el momento de su estudio, como máximo unas horas después. Las observaciones fueron llevadas a cabo en el laboratorio bajo luz fría, empleando un estereomicroscopio Olympus SZ-CTV en el que además se

Tabla 4.3.1. Fenología intrafloral: tipos de marcadores morfológicos, definición de sus estados y codificación de los mismos.

MARCADORES MORFOLÓGICOS	ESTADOS Y CODIFICACIÓN	MARCADORES MORFOLÓGICOS	ESTADOS Y CODIFICACIÓN
a. Botón floral		- CO-I	
a.1 Periantio (PE/SE)		Color en la región hemisintapétala (CO-I) (figura 4.3.12):	0= color no rosado 1= color suavemente rosado (PANTONE-210U poco intenso) 2= color intensamente rosado o púrpura (PANTONE-210U intenso/ 214U) 3= canela (PANTONE-174-U de intensidad variable)
- PE/SE			
Longitud relativa de pétalos (PE) y sépalos (SE) (figura 4.3.7):	0= los pétalos tienen una posición inferior o igual a la de los sépalos 1= la longitud de los pétalos sobrepasa la de los sépalos y la supera hasta casi el doble 2= la longitud de los pétalos es aproximadamente el doble de la longitud de los sépalos, o superior	- SEN	
		Grado de senescencia de la corola (figura 4.3.13):	0= aspecto turgente 1= aspecto fresco 2= con signos de marchitez
a.2. Androceo		b.2. Androceo	
- DH		- E14-D, E23-D, E5-D	
Grado de dehiscencia de las anteras (figura 4.3.8):	0= las cinco anteras presentan línea de dehiscencia 1= entre una y cuatro anteras han comenzado la dehiscencia 2= la dehiscencia ha comenzado en las cinco anteras	Grado de curvatura de los estambres hacia los lóbulos gemelos, estambres 1-4, 2-3 y 5 (figura 4.3.14):	0= apenas curvados 1= ligeramente curvados 2= marcadamente curvados
b. Flor		- E14-L, E23-L, E5-L	
b.1. Periantio: la corola		Grado de curvatura lateral de los estambres, estambres 1-4, 2-3 y 5 (figura 4.3.15):	0= ninguna 1= hacia el exterior 2= hacia el interior
- LG-LL-LI		- C-ESTM	
Disposición de los lóbulos gemelos (LG), laterales (LI) e impar (LI) (figura 4.3.9):	0= hacia fuera de la corola 1= en línea con sus pétalos 2= hacia la luz de la corola	Color de los filamentos estaminales (figura 4.3.16):	0= blanco 1= suavemente rosado (PANTONE 210U) 2= intensamente rosado o púrpura (PANTONE 214U)
- CO-S		- A14-P, A23-P A5-P AP	
Color en la región superior de la corola (apostapétala) (figura 4.3.10):	0 = blanco 1= rosa (PANTONE 210U) 2= lila (PANTONE 250U/ 256U) 3= azul celeste (PANTONE 278U) 4= azul ciano (PANTONE 279U)	Contenido polínico de las anteras 1-4, 2-3 y 5 (figura 4.3.17):	0= llenas 1= con bastante polen 2= con algo de polen pero casi vacías 3= vacías
- CO-SC			
Color de la región superior de la corola (apostapétala), en la zona de las escotaduras (figura 4.3.11):	0= azul (PANTONE 278U/ 279U) 1= rosa (PANTONE 210U)		

Tabla 4.3.1. Continuación

MARCADORES MORFOLÓGICOS	ESTADOS Y CODIFICACIÓN	MARCADORES MORFOLÓGICOS	ESTADOS Y CODIFICACIÓN
b.3. Gineceo		- RE-PO	
- ESTL-D		Receptividad estigmática III: presencia de granos de polen entre las papilas MO y MEB (figura 4.3.24):	0= ausencia de granos de polen 1= presencia de al menos un grano de polen.
Grado de curvatura distal del estilo hacia los lóbulos gemelos (figura 4.3.18):	0= apenas curvado 1= ligeramente curvado 2= marcadamente curvado		
- RAMAS			
Grado de separación de las ramas estigmáticas (figura 4.3.19):	0= unidas. 1= algo separadas 2= bastante separadas		
- C-ESTL			
Color del estilo (figura 4.3.20):	0= blanco 1= suavemente rosado (PANTONE 210 poco intenso)		
- ESTL-ESTM			
Disposición del estigma respecto al punto de curvatura de los estambres (figura 4.3.21):	0= más corto que cualquiera de ellos 1= iguala o supera el punto de curvatura del estambre 5 2= iguala o supera el punto de curvatura de los estambres 1 y 4 3= iguala o supera el punto de curvatura más distal de todos los estambres.		
- RE-TP			
Receptividad estigmática I: desarrollo de tubos polínicos (fig. 3.22):	0= ausencia de tubos polínicos 1= presencia de tubos polínicos en cualquier grado de desarrollo		
- RE-PE			
Receptividad estigmática II: separación de las papilas estigmáticas MO y MEB (figura 4.3.23):	0= unidas 1= separadas		



Figura 4.3.7. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Botón floral. PE/SE: Longitud relativa de pétalos (PE) y sépalos (SE). A: estado 0 (los pétalos tienen una posición inferior o igual a la de los sépalos); B: estado 1 (la longitud de los pétalos sobrepasa la de los sépalos y la supera hasta casi el doble); C: estado 2 (la longitud de los pétalos es aproximadamente el doble de la longitud de los sépalos, o superior). Botones en vista lateral (Fotografía: *E. onosmifolium*).

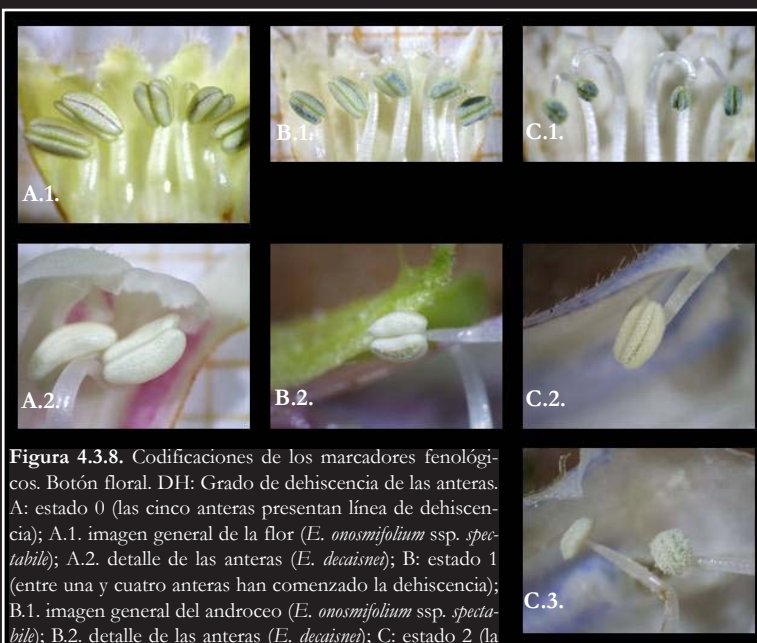


Figura 4.3.8. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Botón floral. DH: Grado de dehiscencia de las anteras. A: estado 0 (las cinco anteras presentan línea de dehiscencia); A.1. imagen general de la flor (*E. onosmifolium* ssp. *spectabile*); A.2. detalle de las anteras (*E. decaisnei*); B: estado 1 (entre una y cuatro anteras han comenzado la dehiscencia); B.1. imagen general del androceo (*E. onosmifolium* ssp. *spectabile*); B.2. detalle de las anteras (*E. decaisnei*); C: estado 2 (la dehiscencia ha comenzado en las cinco anteras); C.1. imagen general del androceo (*E. onosmifolium*); C.2 y 3. detalles de las anteras (*E. decaisnei*).

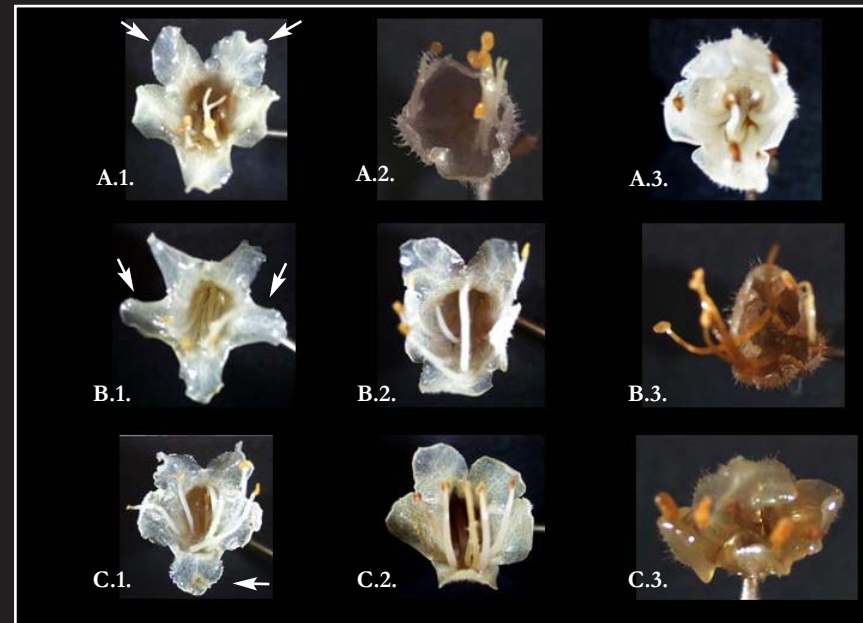


Figura 4.3.9. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. LG-LL-LI: Disposición de los lóbulos gemelos (LG), laterales (LL) e impar (LI). A: LG; A.1. estado 0 (hacia fuera de la corola) (*E. decaisnei*); A.2. estado 1 (en línea con sus pétalos) (*E. onosmifolium*); A.3. estado 2 (girados hacia la luz de la corola) (*E. callithyrsum*). B: LL; B.1.: estado 0 (*E. decaisnei*); B.2.: estado 1 (*E. decaisnei*); B.3.: estado 2 (*E. callithyrsum*). C: LI; C.1.: estado 0 (*E. decaisnei*); C.2.: estado 1 (*E. decaisnei*); C.3.: estado 2. (*E. callithyrsum*). Vista frontal de flores fijadas en F.A.A.

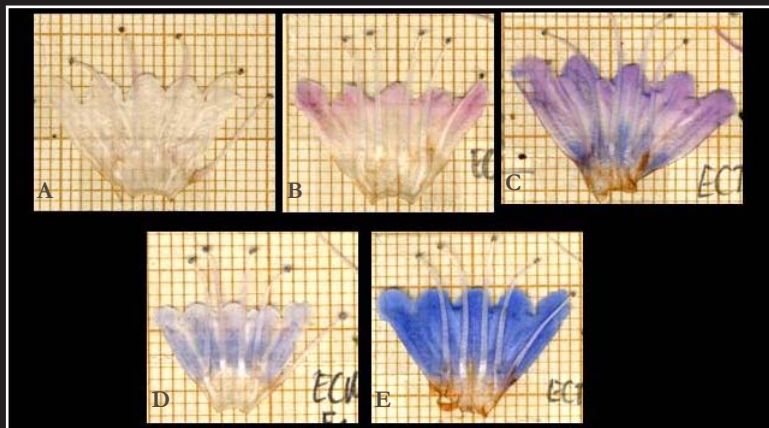


Figura 4.3.10. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. CO-S: color en la región superior (apostapétala) de la corola. A: estado 0 (blanco); B: estado 1 (rosa -PANTONE 210U-); C: estado 2 (lila -PANTONE 250U/ 256U-); D: estado 3 (azul celeste -PANTONE 278U/ 279U-); E: estado 4 (azul ciano -PANTONE REFLEX BLUE U-). Flores diseccionadas longitudinalmente (scan) (Fotografía: *E. callithyrsum*).

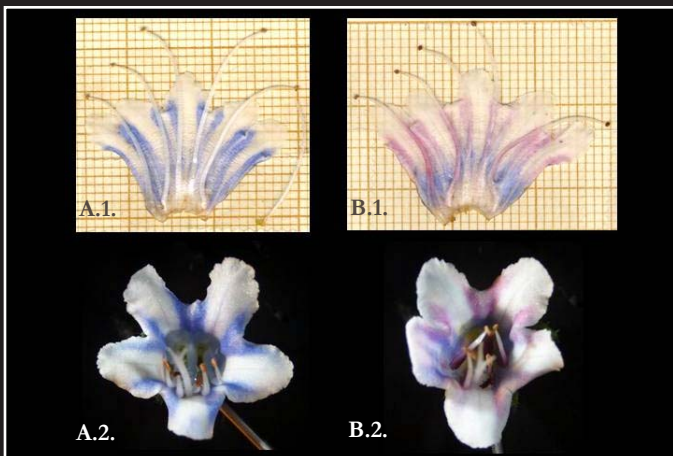


Figura 4.3.11. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. CO-SC: color de la región superior de la corola (apostapétala) en la zona de las escotaduras. A: estado 0 (azul -PANTONE 278U/ 279U; REFLEX BLUE U-); A.1. disección longitudinal de la flor; A.2. vista frontal de la flor; B: estado 1 (rosa -PANTONE 210U-); B.1. disección longitudinal de la flor; B.2. vista frontal de la flor (Fotografía: *E. decaisnei*).

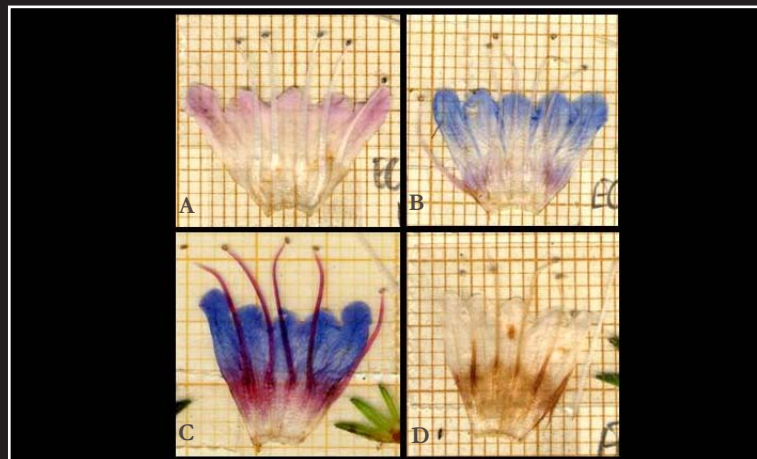


Figura 4.3.12. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. CO-I: color de la región de inserción de los estambres (hemisintapétala). A: estado 0 (no rosado); B: estado 1 (suavemente rosado- PANTONE-210U); C: estado 2 (intensamente rosado o púrpura -PANTONE-210U intenso/ 214U); D: estado 3 (canela -PANTONE-174-U de intensidad variable). Flores diseccionadas longitudinalmente (scan) (Fotografía: *E. callithyrsum*).

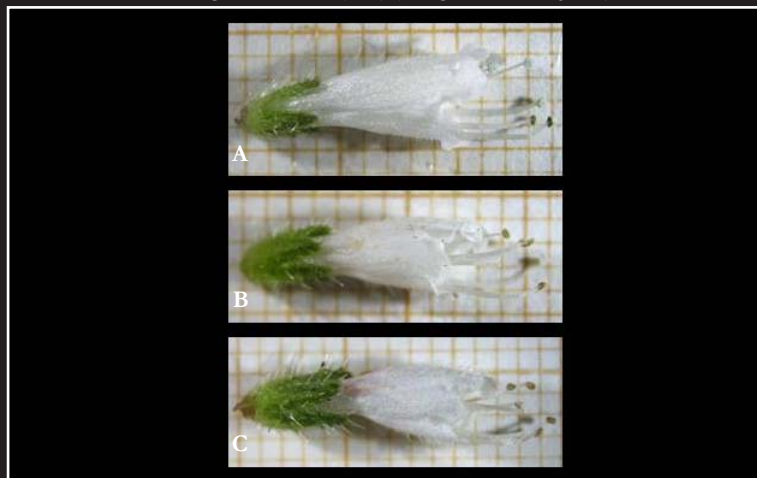


Figura 4.3.13. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. SEN: Grado de senescencia de la corola. A: estado 0 (aspecto turgente); B: estado 1 (aspecto fresco); C: estado 2 (con signos de marchitez). Flores en vista lateral (Fotografía: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*).



Figura 4.3.14. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. E14-D, E23-D, E5-D: grado de curvatura de los estambres hacia los lóbulos gemelos, estambres 1-4, 2-3 y 5. A: estado 0 (apenas curvados); B: estado 1 (ligeramente curvados); C: (marcadamente curvados). Grupo 1: *E. decaisnei*, flores en vista lateral; grupo 2: *E. callithyrsum*, flores diseccionadas longitudinalmente en vista lateral.

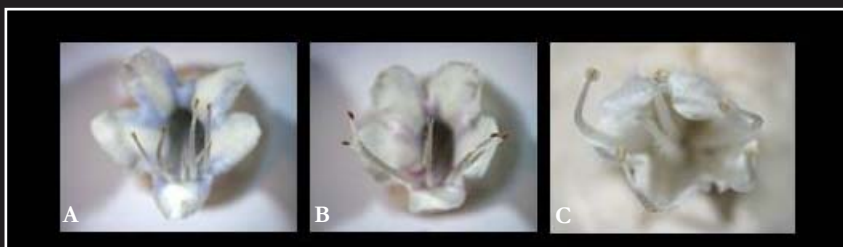


Figura 4.3.15. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. E14-L, E23-L, E5-L: Grado de curvatura lateral de los estambres, estambres 1-4, 2-3 y 5. A: estado 0 (ninguna; *E. decaisnei*); B: estado 1 (hacia el exterior; estambres 1 a 4. *E. decaisnei*); C: estado 2 (hacia el interior; *E. onosmifolium* ssp. *specabile*). Flores en vista frontal.

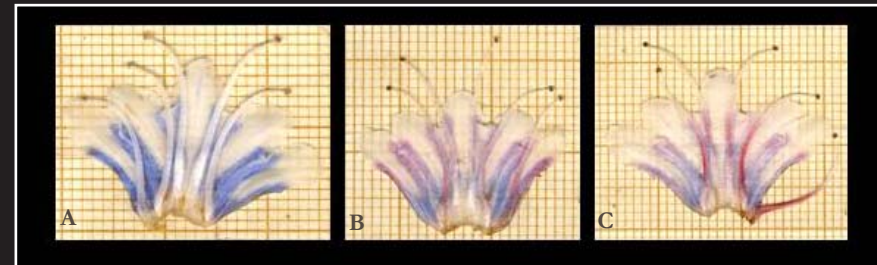


Figura 4.3.16. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. C-ESTM: color de los filamentos estaminales. A: estado 0 (blanco); B: estado 1 (suavemente rosado); C: estado 2 (intensamente rosado o púrpura). Flores diseccionadas longitudinalmente (scan) (fotografía: *E. decaisnei*).

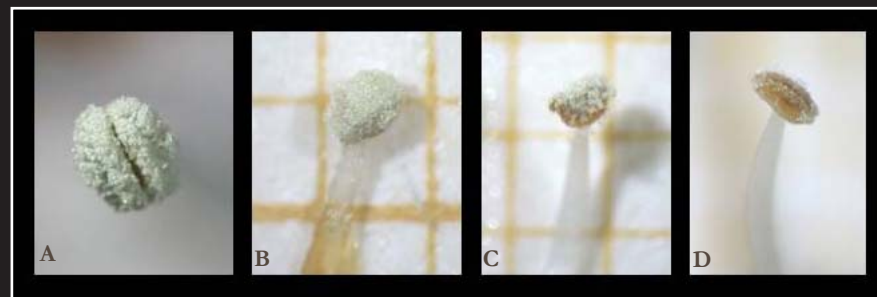


Figura 4.3.17. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. A14-P, A23-P A5-P: contenido de polínico de las anteras 1-4, 2-3 y 5. A: estado 0 (llenas); B: estado 1 (con bastante polen); C: estado 2 (con algo de polen pero casi vacías); D: estado 3 (vacías) (fotografía: *E. decaisnei*).



Figura 4.3.18. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. ESTL- D: grado de curvatura distal del estilo hacia los lóbulos gemelos. A: estado 0 (apenas curvado); B: estado 1 (ligeramente curvado); C: estado 2 (marcadamente curvado). Flores en vista frontal. Las flechas indican la localización del estigma (fotografía: *E. decaisnei*).

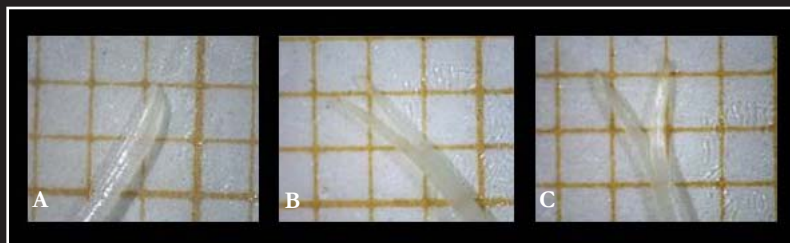


Figura 4.3.19. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. RAMAS: grado de separación de las ramas estigmáticas. A: estado 0 (unidas); B: estado 1 (algo separadas); C: estado 2 (bastante separadas) (Fotografía: *E. decaisnei*).

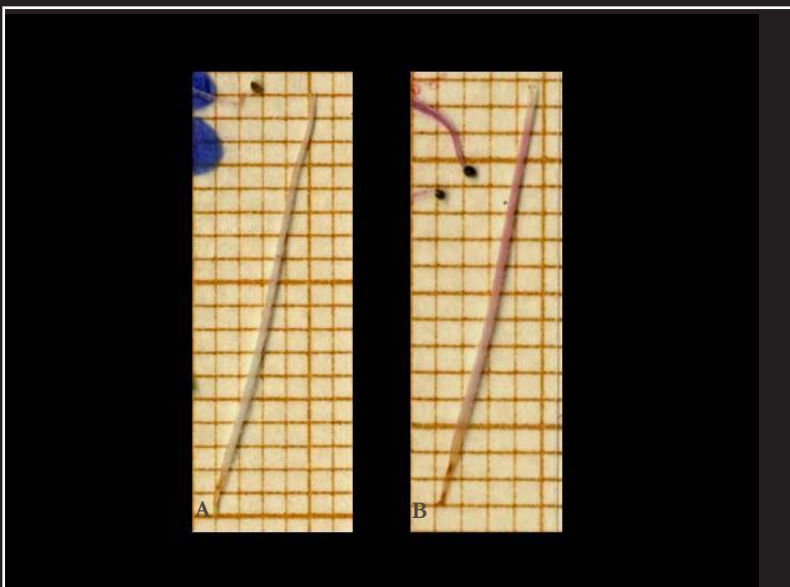


Figura 4.3.20. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. C-ESTL: color del estilo. A: estado 0 (blanco); B: estado 1 (suavemente rosado- PANTONE 210 poco intenso) (Fotografía: *E. callithyrsum*).

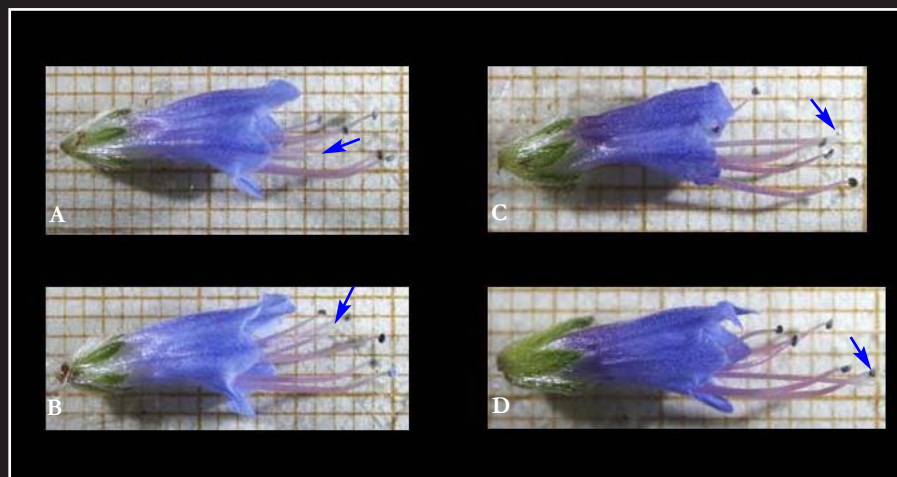


Figura 4.3.21. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. ESTL-ESTM: disposición del estilo respecto al punto de curvatura de los estambres. A: estado 0 (más corto que cualquiera de ellos); B: estado 1 (igual o supera el punto de curvatura del estambre 5); C: estado 2 (igual o supera el punto de curvatura de los estambres 1 y 4); D: estado 3 (supera el punto de curvatura más distal de todos los estambres). Flores en vista lateral. Las flechas indican la localización del estigma (Fotografía: *E. callithyrsum*).

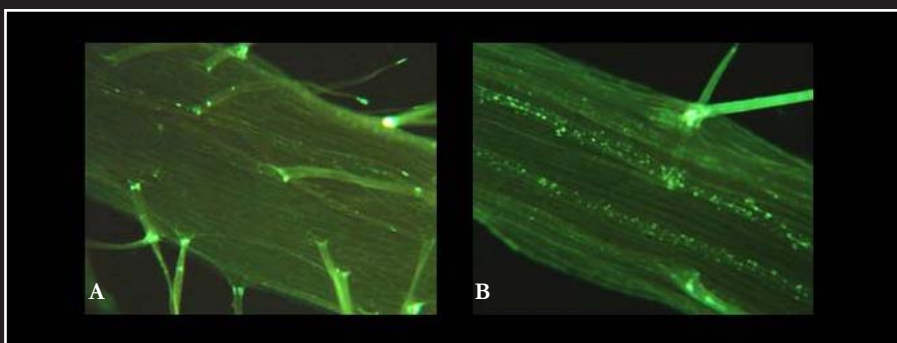


Figura 4.3.22. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. RE-TP: receptividad estigmática I- desarrollo de tubos polínicos. A: estado 0 (ausencia de tubos polínicos); B: estado 1 (presencia de tubos polínicos en cualquier grado de desarrollo). Detalle del estilo (MOF x40) (Fotografía: *E. decaisnei*).

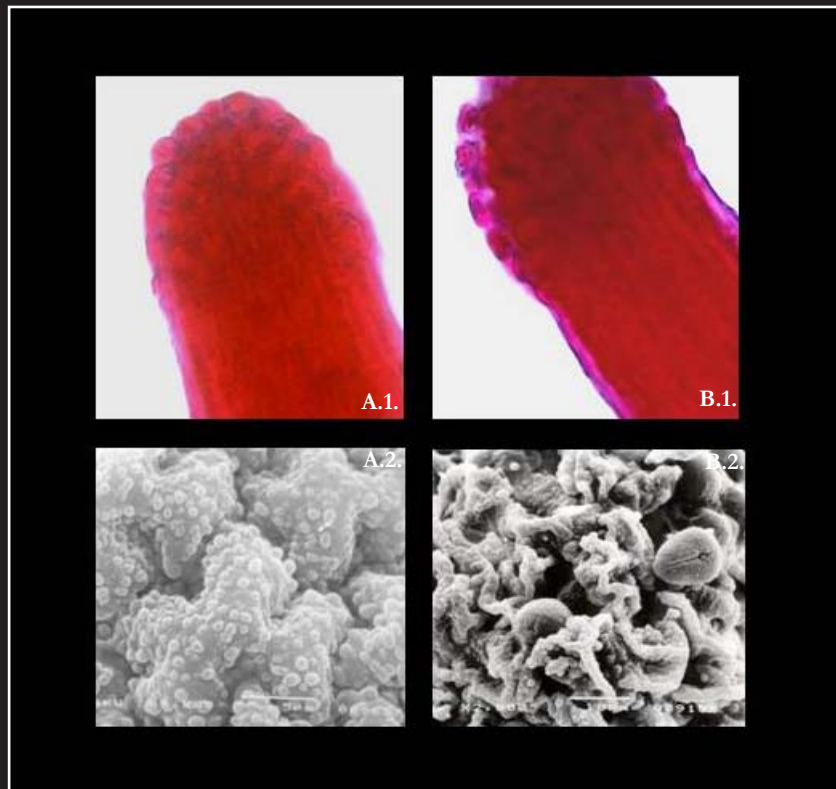


Figura 4.3.23. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. RE-PE: receptividad estigmática II- separación de las papilas estigmáticas. A: estado 0 (unidas); A.1.: imagen MO (x40) (*E. decaisnei*); A.2.: imagen MEB (*E. callithyrsum*). B: estado 1 (separadas); B.1.: imagen MO (x40) (*E. decaisnei*); B.2.: imagen MEB (*E. decaisnei*).

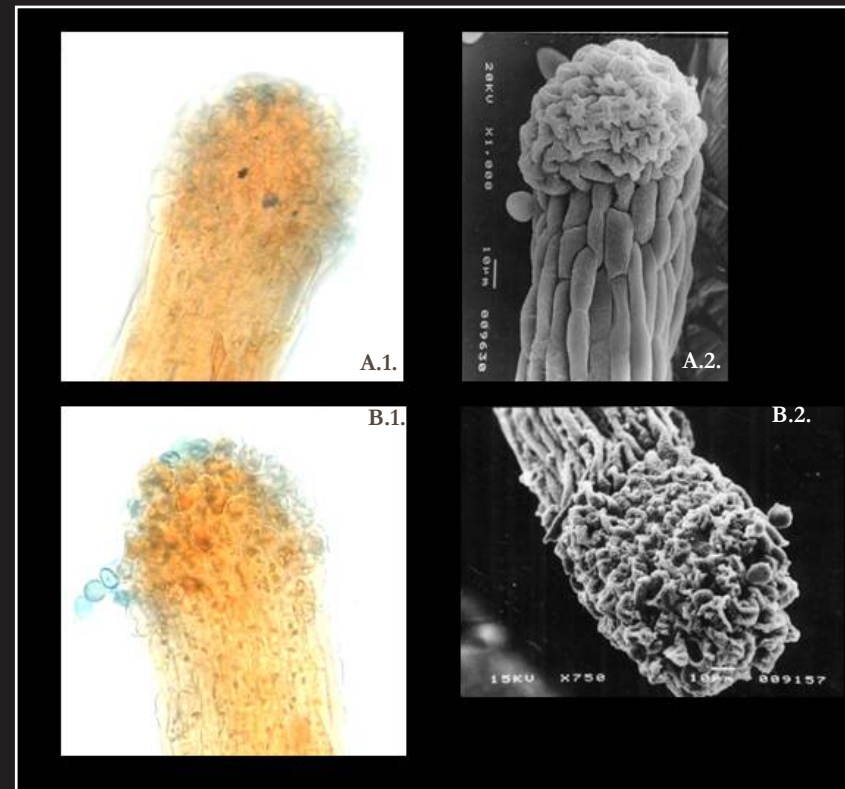


Figura 4.3.24. Codificaciones de los marcadores fenológicos. Flor. RE-PO: receptividad estigmática III- presencia de granos de polen entre las papilas estigmáticas. A: estado 0 (ausencia de granos de polen); A.1.: imagen MO (x40) (*E. decaisnei*); A.2.: imagen MEB (*E. callithyrsum*). B: estado 1 (presencia de al menos un grano de polen). B: estado 1 (separadas); B.1.: imagen MO (x40) (*E. decaisnei*); B.2.: imagen MEB (*E. decaisnei*).

realizaron fotografías mediante una cámara digital Olympus- DP10 acoplada a él.

Para la descripción de los colores se ha empleado como referencia la carta de color PANTONE Color Fórmula Guide 747 (1988-1989).

4.3.1.2. Comprobación de la existencia de dicogamia

Este estudio sólo se realizó en *E. decaisnei*. Se llevó a cabo mediante el estudio del inicio y duración de la madurez del androceo y del gineceo. En ambos casos la toma de datos se hizo en función de categorías cuya codificación se muestra, junto con la de los demás marcadores, en el tabla 4.3.1. Los datos se analizaron por estadios, a través del porcentaje correspondiente a los diferentes estados de cada marcador.

Estudio de la fase masculina de la flor: inicio y madurez del androceo

Se ha considerado como el inicio de la madurez del androceo el momento en que comienza la dehiscencia de alguna de sus anteras y el final cuando todas ellas se encuentran vacías. El período de madurez del androceo (período de exposición del polen) se ha determinado valorando de forma sistemática el contenido de polen de las anteras en cada estadio. Dado que este carácter se ha considerado, además, como un marcador fenológico, su estudio se ha realizado de la misma manera que el del resto de dichos marcadores (ver apartado 4.3.1.1.).

Desde los primeros momentos de la antesis las cinco anteras normalmente presentan dehiscencia completa, por lo que la determinación del inicio de la fase

Tabla 4.3.2. Fenología intrafloral. Cuantificación de la variabilidad de los marcadores fenológicos en los diferentes E.FP: número de flores (Nº FL) estudiadas por taxon y estadio. EDTp: *E. decaisnei*, población natural de la Degollada de Tasartico. ECUant: *E. callithyrsium*, población natural del Bco. de Antona. EOTp: *E. onosmifolium*, población natural del Bco. de Tirajana. EOSC: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, población natural de la Mña. de El Cedro. EOSP: p. natural del Bco. de El Portezuelo.

Taxon/ Población	EFP	Nº FL
<i>E. decaisnei</i> (EDTp)	0	76
	1	50
	2	61
	3	46
	4	38
	5	40
<i>E. callithyrsium</i> (ECUant)	0	35
	1	44
	2	85
	3	61
	4	34
	5	61
<i>E. onosmifolium</i> (EOTp)	0	25
	1	44
	2	66
	3	25
	4	25
	5	45
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i> (EOSC, EOSP)	0	20
	1	35
	2	65
	3	44
	4	23
	5	72

masculina se ha realizado mediante la disección de yemas y botones florales frescos. Dado que en este taxon la dehiscencia se induce con mucha facilidad, de forma mecánica y/o por efecto del calor, las muestras se recogieron con sumo cuidado en botes que fueron almacenados inmediatamente a 4°C hasta el momento de su disección. Ésta se realizó como máximo un par de horas después, con rapidez y bajo luz fría. El tamaño muestral fue de unas 50 yemas/botones por estadio, procedentes de los mismos individuos empleados para el estudio de los demás marcadores fenológicos.

Estudio de la fase femenina de la flor: inicio de la receptividad estigmática

El inicio de la madurez del gineceo (o comienzo de la fase femenina de la flor) se ha determinado a través de dos procedimientos: uno fisiológico, mediante la detección de tubos polínicos en el estilo, y otro morfológico, mediante la observación del grado de separación de las papilas estigmáticas.

En los estadios florales más avanzados la fecundación ya ha tenido lugar y, por tanto, es de esperar la presencia de tubos polínicos completamente desarrollados en el gineceo. El método seguido parte de este punto para ir comprobando la presencia de tubos polínicos en estadios florales progresivamente más tempranos, hasta identificar el momento en qué estos comienzan a desarrollarse. Este es el momento que se ha considerado como el inicio de la receptividad estigmática.

La técnica empleada para la detección de los tubos polínicos se basa en la tinción de los acúmulos de callosa que se forman frecuentemente a lo largo de dichos tubos. Se ha seguido, con ligeras modificaciones, el protocolo de MARTIN (en DAFNI, 1992), consistente en una tinción que bajo luz ultravioleta ilu-

mina tanto los tapones de callosa como las paredes de los tubos polínicos con un color amarillo brillante o amarillo-verdoso fluorescente (DAFNI, 1992).

El material empleado procedía de la población de la Caldera de Bandama, escogiendo tres individuos silvestres (EDB) y nueve de la población cultivada (EDBp). Del conjunto de estos individuos se eligió una muestra de 10 flores por estadio, en cada uno de los E.F.P. 3, 5 y 6 (30 flores en total), y se siguió el siguiente protocolo:

- Se fijaron las flores en F.A.A. (mezcla de formaldehído, ácido acético glacial y etanol al 70%, en proporción 8:1:1) durante 72 horas y posteriormente se conservaron en etanol al 70%.
- Con la ayuda de un bisturí se separó el gineceo del resto de los verticilos florales y se reblandecieron sus tejidos sumergiéndolos en NaOH 8M a 60° C durante diez minutos.
- Se aclararon mediante tres lavados con agua destilada, se recogieron con un pincel y se secaron brevemente colocándolos sobre un papel de filtro.
- Se colocaron en un portaobjetos donde se realizó la tinción, añadiendo unas gotas de methyl blue al 0.1% con PO_4K_3 0.1M, y se dejaron reposar 4 horas en oscuridad.
- Finalmente se realizó un squash de la preparación y se procedió a su observación con luz ultravioleta (360nm) bajo microscopía óptica de fluorescencia (M.O.F). Se empleó un microscopio ZEISS Universal, sobre el que se realizaron fotografías a 10x y 40x aumentos con una cámara digital Olympus DP10.

El método basado en la observación del grado de separación de las papilas estigmáticas se fundamenta en que, como ha sido explicado en el apartado 4.1.,

la fase receptiva del estigma se caracteriza por la separación de las papilas estigmáticas. Para realizar estas observaciones se empleó microscopía óptica (MO) y microscopía electrónica de barrido (MEB).

Para las observaciones al MO se realizó una tinción de papilas estigmáticas con fucsina básica, que colorea las papilas de rosa-malva. El protocolo seguido fue similar al de la técnica anterior hasta el momento de la tinción, en el que se siguió este otro procedimiento:

- Se colocaron los estilos en un vidrio de reloj con fucsina básica (50%) durante 30 minutos
- Seguidamente se dispusieron sobre un portaobjetos, se les añadió un par de gotas de fucsina, se cubrieron y se realizó un aplastamiento o *squash*
- Posteriormente se observaron en un microscopio óptico OLYMPUS BHA, realizando una captación de imágenes mediante la cámara de video JVC TK-C1381 acoplada a él y el programa de análisis de imagen Olympus Mimage 4.0.

Se empleó el mismo tipo y cantidad de material que para el análisis de tubos polínicos. Igualmente se partió de los estadios más avanzados, donde las papilas estigmáticas deben encontrarse separadas, y se fue retrocediendo hasta encontrar el estadio en que éstas estaban unidas (punto en el que se considera que el estigma no está receptivo -HESLOP-HARRISON, 1981-).

Para la observación de los estigmas mediante MEB se metalizaron los gineceos con oro en un Sputtering Polaron E5000 durante 4 minutos, utilizando gas argón y una corriente de metalización de 15 mA. Se ha calculado un espesor de la capa metalizada de 252 Å, a partir del producto de los kilovoltios (1,4), los miliamperios (15), la constante para el argón (3) y el tiempo de metalización en minutos (4). Posteriormente se realizaron observaciones en un

MEB Jeol JSM T220A y las microfotografías con cámara Mamiya 6x7. Asimismo se captaron imágenes mediante el programa de análisis de imagen Olympus Mimage 4.0.

El material procedía de los mismos individuos silvestres de la población natural de la Caldera de Bandama (EDB) que los empleados para las observaciones mediante MO. Se eligieron cinco flores en un E.F.P. 3 y cinco en un E.F.P. 5.

4.3.1.3. Análisis de las recompensas florales

Como complemento al estudio de la fenología floral, se han considerado dos tipos de recompensas: polen y néctar.

Oferta y producción de polen

La oferta de polen durante la antesis se valoró de manera conjunta con la madurez del androceo en los estadios de la flor abierta (ver apartado. 4.3.1.1.). Además de ello, en los cuatro táxones se ha cuantificado la producción de polen por flor y, con carácter complementario, se ha medido el tamaño del polen fresco.

Para determinar la producción media de polen por flor se han muestreado entre cuatro y seis poblaciones por taxon (cinco en el caso de *E. decaisnei*; seis en el de *E. callithyrsum*; y cuatro en ambas subespecies de *E. onosmifolium*), de la que al menos una era cultivada, y en cada una de ellas se han elegido de uno a tres individuos. En total, el número de individuos muestreado fue de nueve en

E. decaisnei, diez en el de *E. callithyrsun*, y siete en el de las dos subespecies de *E. onosmifolium* (Anexo III-tabla 4.3.3.).

En cada individuo se ha escogido una yema, en la que se ha contado el número de óvulos y se ha extraído la antera correspondiente al estambre tercero (figuras 4.3.1. a 4.3.4.). Aunque no se puede descartar la posibilidad de que las diferentes anteras de una flor o las diferentes flores de un individuo produzcan cantidades diferentes de polen, al menos *de visu* no se han observado importantes diferencias en el tamaño de las anteras de una misma flor ni de las flores de un mismo individuo. Por ello, y debido a que, como veremos a continuación, la técnica de recuento de polen es muy laboriosa y requiere bastante tiempo, se decidió seleccionar una única antera por flor.

Dicha antera se midió y, tras ello, se contabilizó el número total de granos de polen que contenía. Este proceso se llevó a cabo mediante el siguiente protocolo:

- Primeramente, de entre todas aquellas yemas en las que aún no había comenzado la dehiscencia, se seleccionaron aquéllas con un mayor desarrollo (estadío 0). Se fijaron en F.A.A. (formaldehído, ácido acético glacial y alcohol al 70%, en proporción 8:1:1) durante 72 h y a continuación se conservaron en etanol al 70%. Para evitar la inducción mecánica de la dehiscencia, durante todo el proceso se redujeron al mínimo las manipulaciones de dichas yemas. Para evitar su inducción por efecto del calor se mantuvo el material a unos 4°C desde su recolección hasta el momento de su fijación
- Con ayuda de un estereomicroscopio Olympus SZ-CTV, y bajo luz fría para evitar provocar la dehiscencia por calor, se diseccionaron las yemas longitudinalmente siguiendo la línea de fusión de los dos pétalos abaxiales (figura 4.3.2.).

- Se contabilizó el número de óvulos
- Se separó la antera correspondiente al tercer estambre, se colocó cuidadosamente sobre un porta-objetos con el conectivo pegado al cristal y se añadió una pequeña gota de tinción de fucsina básica al 5% (ODGEN *et al.*, 1974), diluída al 50%.
- Con ayuda de una aguja enmangada y dando suaves giros a modo de rodillo sobre la teca, se procedió a liberar los granos de polen
- Se colocó un cubreobjetos y tras 24 h se selló la preparación con esmalte de uñas transparente
- Sobre esta preparación se procedió al recuento total de los granos de polen y a la medición de su tamaño. Para ello se utilizó un microscopio Olympus U-PMTVC con una cámara de video JVC TK-C1381 acoplada. Gracias a este sistema, ambas medidas pudieron ser realizadas directamente en la pantalla de un ordenador mediante el programa Olympus Microimagen 4.0. Este programa reconoce automáticamente los objetos oscuros (teñidos) cuyas dimensiones están dentro de unos rangos establecidos para cada tipo de medida (previa calibración de acuerdo con los aumentos del microscopio y la cámara de video), y los identifica en pantalla.

La determinación de los rangos y el aumento adecuados para llevar a cabo ambos estudios fue realizada de manera independiente para cada taxon y tipo de medida. Con este fin se llevaron a cabo exploraciones previas de todas las preparaciones, y se establecieron en cada caso los rangos correspondientes en función del eje mayor y eje menor de los granos de polen. Los rangos seleccionados se exponen en la tabla 4.3.4).

El recuento total de los granos de polen se llevó a cabo recorriendo la preparación de forma sistemática, desde la esquina superior izquierda hasta la inferior derecha. En cada campo el recuento se realizó principalmente de manera automática, empleando la opción de *recuento automático de objetos oscuros* del programa Micro-Imagen 4.0. Todos aquéllos granos que no eran reconocidos como tales por el programa se contaron de forma manual, sumándose a continuación ambos resultados.

A partir de los valores obtenidos para la producción de granos de polen por antera (POL/ANT) se ha calculado la *producción de granos de polen por flor* (POL/FL) como el producto de los granos de polen producidos por antera (POL/ANT) por cinco, que fue invariablemente el número de anteras encontradas en cada flor.

Para llevar a cabo las medidas de polen fresco, se eligieron de cada taxon cinco de las preparaciones elaboradas para el recuento del número de granos de polen (ver Anexo III- tabla 4.3.3.). En cada una de ellas se seleccionaron todos los granos de polen presentes en campos elegidos al azar hasta completar un tamaño muestral de aproximadamente doscientos, y en ellos se midió la longitud de sus ejes mayor y menor. Se realizó una supervisión visual de la labor del programa, de manera que cuando se detectaban errores (por ejemplo, la identificación como grano de polen de un objeto que no lo era), las medidas correspondientes a dicho objeto eran eliminadas de las tablas de resultados.

Análisis de datos

Para cada taxon se ha realizado un estudio descriptivo de cada una de las variables (POL/ANT; POL/FL y *tamaño del polen fresco*). Además, para las variables POL/ANT y *tamaño del polen fresco*, se han realizado test de contraste de las

Tabla 4.3.4. Recuento de granos de polen por antera (POL/ANT)y medición del tamaño del polen fresco (TALLA). Aumentos y rangos seleccionados para cada una de las variables consideradas. ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsum*, EOO: *E. onosmifolium*, EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Medidas	Aumentos	Variables	Táxones			
			ED	EC	EO	EOS
POL/ANT	10x	EJE MAYOR	10-24 µ	8-20 µ	9-22 µ	6-23 µ
		EJE MENOR	7-20 µ	6-18 µ	6-18 µ	6-20 µ
TALLA	25x	EJE MAYOR	9-21 µ	8-18 µ	7-20 µ	9-20 µ
		EJE MENOR	6-16 µ	4-15 µ	6-17 µ	7-18 µ

Tabla 4.3.5. *E. decaisnei*. Individuos y número de flores muestreados para el estudio de la producción de néctar. ID: código de identificación de los individuos; SX: sexo (H=hermafrodita; F: femenino); E.F.P.: estadio fenológico preliminar de las flores; N° FL: número de flores.

ID	SX	E.F.P.	N° FL
N1	F	3	30
		5	66
N2	H	3	24
		5	65
N4	F	3	25
		5	36
N5	H	3	24
		5	39

diferencias entre táxones. Para ello se han seguido los criterios que se especifican en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

Oferta y producción de néctar

Con respecto al néctar, se han estimado dos de sus características básicas: el volúmen medio por flor y la concentración de azúcar presente en él. De manera adicional se ha valorado la incidencia que sobre estas variables pudiera tener el sexo de las flores, su grado de desarrollo (E.F.P.), y el nivel de humedad ambiental.

Para ello se han elegido flores hermafroditas y pistiladas, en estadios fenológicos tempranos y avanzados (E.F.P. 3 y 5, respectivamente). Este estudio sólo se ha realizado en *E. decaisnei*. Se seleccionaron cuatro individuos, dos hermafroditas y dos femeninos, de la población cultivada en el JBVC procedente de la población natural de la Caldera de Bandama (EDBp). Dentro de las formas de ginodioecia descritas en el género los dos individuos femeninos seleccionados para este estudio presentaban flores con una corola muy reducida y estambres rudimentarios, cuyos filamentos son muy cortos y normalmente se encuentran insertos en la corola.

El estudio se llevó a cabo a finales de enero de 2004, durante dos días consecutivos. En cada uno de ellos se realizaron dos muestreos, por la mañana y por la tarde. En cada muestreo se tomó nota de la temperatura ambiental, el grado de humedad (ambos a unos 50 cm del suelo) y las condiciones climáticas generales, y se seleccionaron de forma aleatoria en cada individuo al menos seis flores en un E.F.P. 3 de su desarrollo y otras tantas en un E.F.P. 5. En total se muestrearon 309 flores (rango por individuo y estadio: 24- 66) (tabla 4.3.5.). En cada una de ellas se midió la cantidad de néctar y porcentaje de azúcares. La *can-*

cantidad de néctar fue estimada utilizando micropipetas desechables con un aforo de 25 μ l (error $\leq \pm 1\%$), que se introducían cuidadosamente hasta la base del ovario, dejando que el néctar ascendiera por capilaridad. Una vez absorbido todo el néctar, se midió el volumen a partir de la longitud de la columna. El *porcentaje de azúcares* se determinó depositando el néctar sobre un refractómetro K.Fuji W.S.R.O.-90. Cuando la cantidad producida por flor no alcanzaba el mínimo detectable por el refractómetro, se mezclaba con néctar de una o más flores en el mismo estadio (normalmente no más de dos), hasta conseguir el volumen necesario. En estos casos se ha considerado que el porcentaje de azúcar en cada una de estas flores era igual a la media de la mezcla. El número de flores empleado por individuo, sexo y E.F.P. se presenta en la tabla 4.3.5.

El diseño experimental para este tipo de problemas es complicado. Generalmente los estudios de producción de néctar se suelen realizar sobre flores embolsadas para excluir visitantes. CORBET (1978a y b), y CORBET & DELFOSSE (1984) señalan que aunque los embolsamientos eliminan la incertidumbre del néctar que, en caso contrario, los visitantes van quitando en intervalos y cantidades desconocidos, el problema persiste porque en las flores embolsadas se producen reabsorciones que tampoco es posible evaluar. Además, los embolsamientos modifican de manera significativa las condiciones microclimáticas de las flores o de los tejidos fotosintéticos cercanos CORBET (1978a y b). Teniendo en cuenta todo ello, y dado que el objetivo de este trabajo es conocer cómo varía la disponibilidad del néctar para los insectos en condiciones naturales, se ha optado por un método sin exclusión.

Análisis de datos

Se han hallado los estadísticos descriptivos (media, desviación típica, error típico de la media, y valores máximo y mínimo) de las variables *cantidad de néctar*

por flor y *concentración de azúcares en el néctar*, para los datos en su conjunto y también agrupándolos en función del sexo de los individuos (hermafrodita/ femenino), el estadio fenológico preliminar de las flores (E.F.P.3 y 5) y del grado de humedad. Seguidamente, con el fin de identificar de qué manera estos factores condicionan la producción de néctar, se procedió a comparar la existencia de diferencias significativas en las muestras, empleando dichos factores como variables independientes y la cantidad de néctar por flor y su concentración de azúcares como variables dependientes. Para ello se ha seguido el método detallado en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

4.3.2. ESTUDIO DE LOS PATRONES DE COLOR DE LA FLOR

A lo largo de los años que ha durado el presente estudio se han realizado continuas observaciones sobre el color de las flores, tanto en individuos de las poblaciones naturales como en individuos cultivados, de forma directa sobre las plantas y en el laboratorio. Paralelamente se ha elaborado una importante colección de material gráfico mediante fotografías realizadas bajo luz natural y luz fría, empleando desde cámaras fotográficas réflex hasta cámaras digitales acopladas a estereomicroscopios, y también mediante el escaneado de flores frescas. Basado en el conjunto de estas observaciones y tras la revisión del material gráfico, se ha elaborado una descripción sobre el color floral, empleando como referencia la carta de color PANTONE Color Fórmula Guide 747 (1988-1989).

En este capítulo se presentan los resultados de este estudio, que básicamente consisten en una descripción detallada del color floral: 1. según las distintas partes de la flor y, dentro de cada una, de manera comparativa entre táxones; y 2. de forma individual para cada taxon.

4.3.3. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LOS TÁXONES

Este estudio se ha llevado a cabo a lo largo de las numerosas visitas realizadas a las poblaciones naturales, mediante la observación del estadio fenológico general en que se encontraban sus individuos. Se han diferenciado las diferentes floraciones que puede experimentar un taxon en un mismo año (primera, segunda, tercera,...) y, dentro de cada una, si la población se encontraba en fase de *floración*, *fructificación* o *dispersión de los frutos/ semillas*. Además del período de floración se han considerado otras dos etapas: *parada vegetativa* y *crecimiento vegetativo* (desarrollo de los primordios foliares).

Dado que las series de datos no resultaron suficientes para poder presentar una descripción fenológica de cada población, se ha optado por agruparlos y presentar una descripción de los mismos por táxones.

4.4. RESULTADOS

4.4.1. CUANTIFICACIÓN DE LA VARIABILIDAD DE LOS MARCADORES FENOLÓGICOS DURANTE EL CICLO DE LA FLOR.

Los resultados detallados se presentan en las tablas 4.4.1. a 4.4.5, del Anexo III. A continuación (apartados 4.4.1.1 y 4.4.1.2) se procede a realizar una descripción de los aspectos más destacables, de manera comparativa entre táxones, según cada una de las variables consideradas. En el apartado 4.4.3. se presenta una descripción sintética de estos mismos resultados a través de la descripción de la fenología intrafloral de cada uno de los táxones.

4.4.1.1. Botón floral (E.F.P. 0-2)

Dehiscencia de las anteras (DH) (figuras 4.4.1. a 4.4.4)

Al principio del desarrollo de las yemas, durante el E.F.P. 0, los cuatro táxones presentan una línea de dehiscencia en las cinco anteras (figura 4.4.5), y en *E. decaisnei* un pequeño porcentaje (5,2%) inicia la dehiscencia (figura 4.4.1.).

Durante el E.F.P. 1 la mayor parte de las yemas de *E. decaisnei* (86%), *E. callithyrsum* (86,36%) y *E. onosmifolium* (77%) comienzan la dehiscencia (figura 4.4.6). En el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la dehiscencia comienza en el E.F.P. 1, pero para la mayoría de las yemas (70,5 %) esto sucede durante el E.F.P. 2 (figura 4.4.4.).

Al finalizar el E.F.P. 2 en todas las yemas de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* ya han comenzado la dehiscencia (normalmente en las cinco anteras -figura 4.4.7-), y sólo en *E. onosmifolium* permanece un pequeño porcentaje de yemas (6,1%) indehiscentes.

Figuras 4.4.1. a 4.4.4. Botón floral (E.F.P. 0-2): dehiscencia de las anteras (DH). Porcentaje de botones correspondientes a los diferentes estados (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.). E0 (azul): las cinco anteras presentan línea de dehiscencia; E1 (naranja): entre una y cuatro anteras han comenzado la dehiscencia; E2 (amarillo): las cinco anteras han comenzado la dehiscencia.

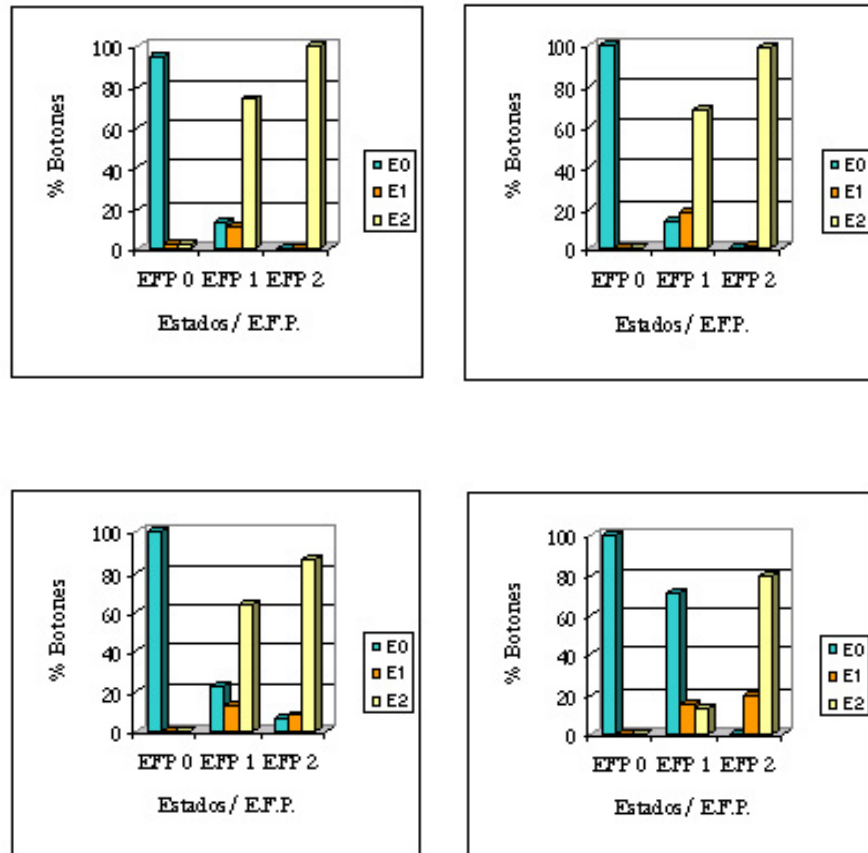


Figura 4.4.5. E.F.P. 0: yema floral. Las cinco anteras presentan línea de dehiscencia y en *E. decaisnei* un pequeño porcentaje de ellas la inician. A: yemas en vista lateral; A.1. *E. decaisnei*; A.2. *E. callielysurn*; A.3. *E. onosmifolium*; A.4.: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. B: detalle de las anteras; B.1. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*; B.2. *E. decaisnei*.



Figura 4.4.6. E.F.P. 1: botón sin orificio. Comienzo de la dehiscencia. A: yemas en vista lateral; A.1. *E. decaisnei*; A.2. *E. callithyrsum*; A.3. *E. onosmifolium*; A.4.: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. B: detalle de las anteras; B.1. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*; B.2. *E. decaisnei*.



Figura 4.4.7. E.F.P. 2: Botón sin orificio. Se completa la dehiscencia. A: yemas en vista lateral; A.1. *E. decaisnei*; A.2. *E. callithyrsum*; A.3. *E. onosmifolium*; A.4.: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. B: detalle de las anteras; B.1. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*; B.2. *E. decaisnei*.



4.4.1.2. Flor (E.F.P. 3-5)

Periantio: la corola

Disposición de los lóbulos de la corola (LG-LL-LI) (figuras 4.4.8., 4.4.9 y 4.4.10.)

Los datos obtenidos para *E. decaisnei* (figura 4.4.11.) reflejan un comportamiento similar entre los lóbulos gemelos (LG) y los laterales (LL), que es diferente al del lóbulo impar (LI). Los lóbulos gemelos y laterales en los E.F.P. 3 y 4 se disponen siempre desplegados hacia fuera de la corola y durante el E.F.P. 5 se van girando hacia dentro (30% LG; 45% LL). Sin embargo el lóbulo impar, independientemente del E.F.P., puede disponerse desplegado hacia fuera de la corola (52%) o en línea con su pétalo (47%).

En el caso de *E. callithyrsun* (figura 4.4.12.), los lóbulos laterales e impar se disponen siguiendo una dinámica similar: durante el E.F.P. 3 están desplegados hacia fuera (rango: 54,1- 55,7%) o en línea con sus pétalos (rango: 42,6- 44,3%), muy raramente girados hacia la luz de la corola (1,6%); en el E.F.P. 4 casi siempre se encuentran alineados con sus pétalos (rango: 91,2- 94,1%), pocas veces desplegados hacia fuera (5,9%) y muy raramente girados hacia dentro (2,9%, LL); durante el E.F.P. 5 normalmente se disponen en línea con sus pétalos (73,8% LI, 65,6% LL) o, en menor medida, girados hacia el interior de la corola. Los lóbulos gemelos muestran una disposición menos abierta: durante los E.F.P. 3 y 4 suelen estar en línea con sus pétalos (rango: 49,2- 52,9%), en menor medida pueden encontrarse caídos sobre la luz del tubo (26,2 % E.F.P. 3 y 38,2% E.F.P. 4) o desplegados hacia fuera (24,6 y 8,8% respectivamente), mientras que en el E.F.P. 5 generalmente se encuentran caídos sobre la corola (73,8%), aunque en un porcentaje menor de flores pueden estar alineados con sus pétalos (21,3%) o, más raramente, desplegados hacia fuera (4,9%).

Respecto a *E. onosmifolium* (figura 4.4.13.) sólo se dispone de datos sobre la disposición de los lóbulos gemelos y laterales, que en líneas generales es más cerrada que la de *E. callithyrsun*. Los lóbulos gemelos muestran una clara tendencia a disponerse hacia la luz de la corola. En el E.F.P. 3 suelen disponerse alineados con sus pétalos (40%), aunque en menor medida pueden hacerlo también caídos sobre la luz (32%) o desplegados hacia fuera (28%). A medida que avanza el desarrollo de la flor aumenta la proporción de las flores en las que se disponen hacia la luz de la corola (52% E.F.P. 4; 75,6% E.F.P. 5). De la misma manera los lóbulos laterales, que durante el E.F.P. 3 se disponen siempre en línea con sus pétalos (100%), poco a poco se van cerrando sobre la corola (16% E.F.P. 4; 69,6% E.F.P. 5).

Tampoco en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (figura 4.4.14.) se dispone de datos sobre el lóbulo impar. Los lóbulos gemelos suelen disponerse alineados con sus pétalos durante el E.F.P. 3 (52,3%), aunque en menor proporción pueden estar cerrados sobre la luz de la corola (34,1%) o desplegados hacia fuera (13,6%). Paulatinamente se van cerrando sobre la corola (91,3% E.F.P. 4; 79,2% E.F.P. 5), pero siempre se observa una minoría de flores en las que se disponen desplegados hacia fuera (8,7% E.F.P. 4; 5,6% E.F.P. 5). Los lóbulos laterales se disponen en línea con sus pétalos durante los E.F.P. 3 y 4, y sólo en el E.F.P. 5 se observa un porcentaje de flores en las que se disponen hacia la luz de la corola (20,8%).

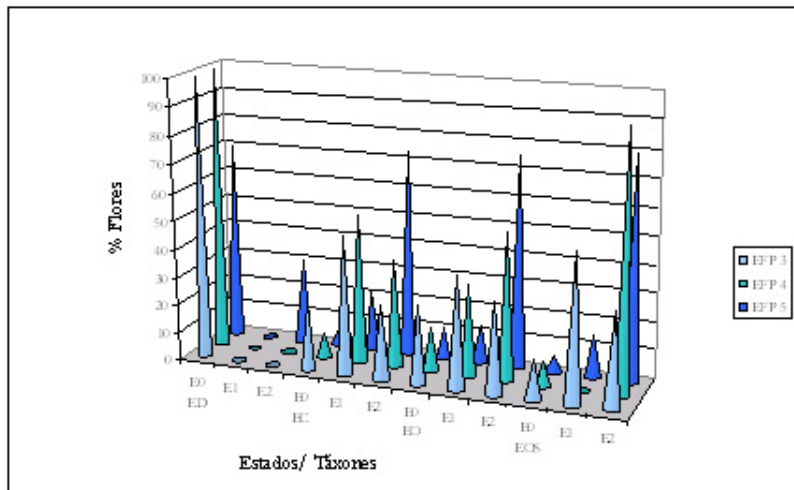


Figura 4.4.8. EFP 3- 5: Disposición de los lóbulos gemelos (LG). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

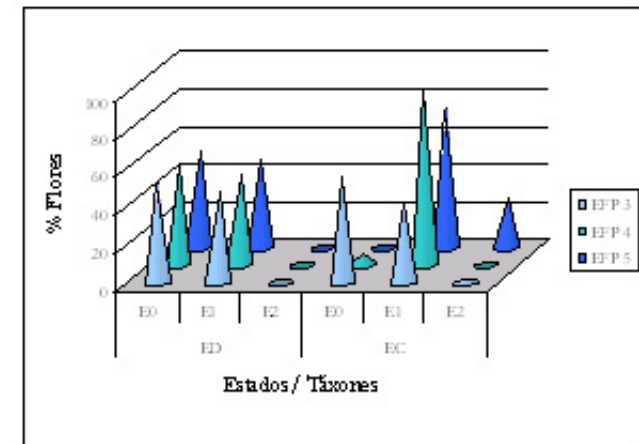


Figura 4.4.10. EFP 3- 5: Disposición del lóbulo impar de la corola (LI). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

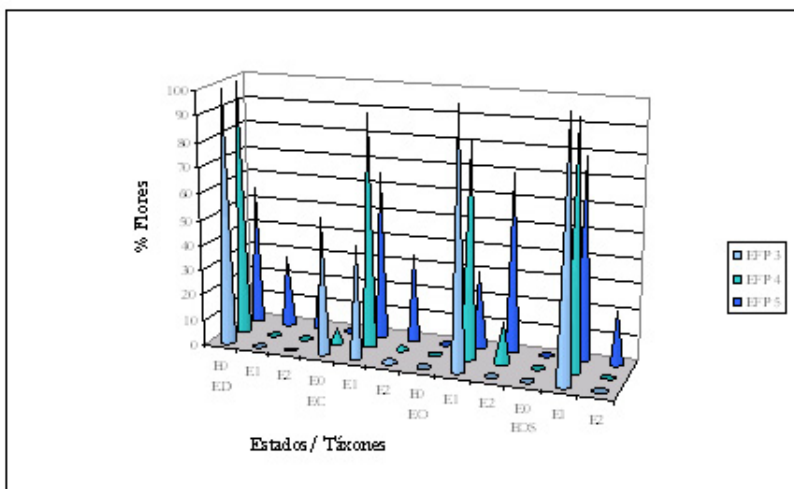


Figura 4.4.9. EFP 3- 5: Disposición de los lóbulos laterales (LI). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.



Figura 4.4.11. *E. decaisnei*. Disposición de los lóbulos de la corola. A: todos los lóbulos desplegados hacia fuera de la corola; B: lóbulos gemelos desplegados hacia fuera y lóbulos laterales e impar en línea con sus pétalos; C: los cinco lóbulos se encuentran girados hacia la luz de la corola. Imágenes frontales de flores fijadas en F.A.A.



Figura 4.4.12. *E. callithyrsum*. Disposición de los lóbulos de la corola. A: todos los lóbulos desplegados hacia fuera de la corola; B: todos los lóbulos en línea con sus pétalos; C: los cinco lóbulos se encuentran girados hacia la luz de la corola. Imágenes frontales de flores fijadas en F.A.A.

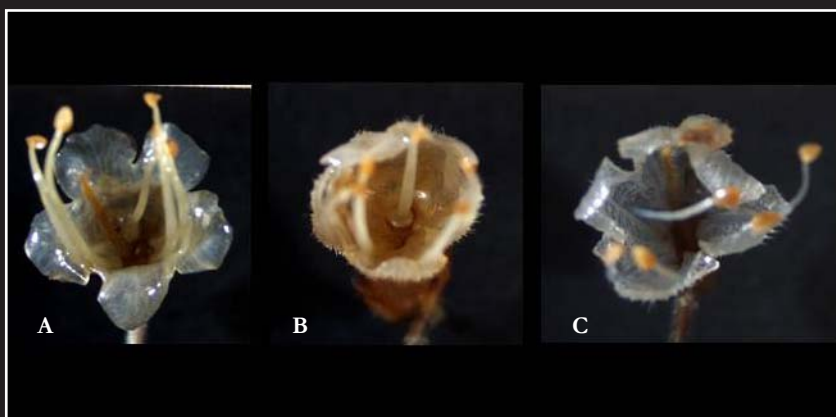


Figura 4.4.13. *E. onosmifolium*. Disposición de los lóbulos de la corola. A: los lóbulos gemelos se encuentran ligeramente levantados, mientras que el resto se dispone en línea con sus pétalos; B: todos los lóbulos en línea con sus pétalos; C: los cinco lóbulos se encuentran girados hacia la luz de la corola. Imágenes frontales de flores fijadas en F.A.A.



Figura 4.4.14. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Disposición de los lóbulos de la corola. A: los lóbulos laterales y el impar se disponen ligeramente desplegados hacia fuera, mientras que los lóbulos gemelos se disponen en línea con sus pétalos; B: todos los lóbulos en línea con sus pétalos; C: lóbulos gemelos girados hacia la luz de la corola y el resto en línea con sus pétalos. Imágenes frontales de flores fijadas en F.A.A.

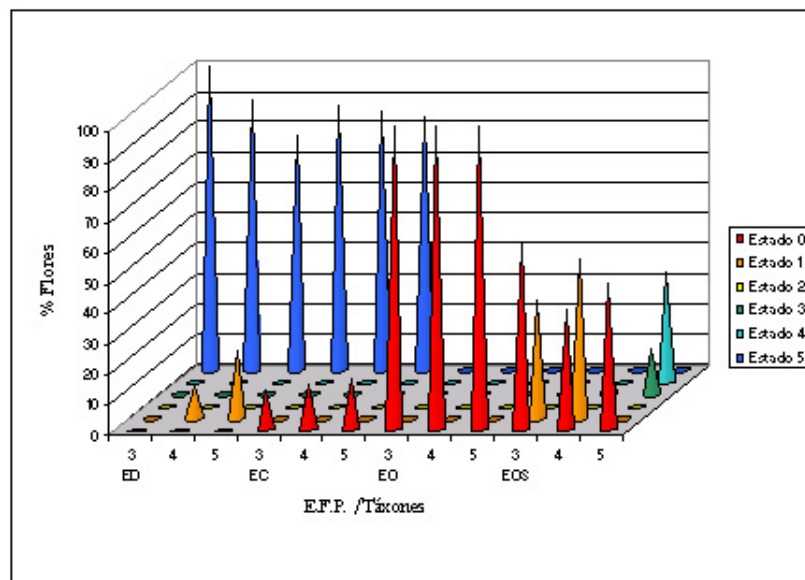


Figura 4.4.15. EFP 3- 5: Color en la zona superior de la corola (CO-S). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

Color en la región superior o apostapétala (CO-S y CO-SC) (figura 4.4.15.)

En el caso de *E. decaisnei* (figura 4.4.16), durante el E.F.P. 3 las líneas de la corola son de color azul ciano en toda su longitud. En el E.F.P. 4 las zonas de las escotaduras se tiñen de color rosa (92,1%), pero la base permanece de color ciano (89,5%) y sólo ocasionalmente se vuelve rosa (10,5%). Ambos colores se imbrican en la zona central de la región apostapétala y esto provoca que la corola ofrezca un aspecto de color lila. Finalmente, en el E.F.P. 5 todas las flores presentan color rosado en las escotaduras. Además ha tenido lugar un avance del color rosa desde estas zonas hacia la base, lo que provoca un incremento de la superficie de tonos lilas en la región apostapétala, e incluso que a veces la base también sea de este color (22,5%).

En el caso de *E. callithyrsium* (figura 4.4.17.), no se han detectado diferencias de color importantes en la zona superior de la corola durante el desarrollo de la flor.

En relación a *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (figura 4.4.18.), la zona superior de la corola normalmente es de color blanco y no experimenta variaciones a lo largo de la vida de la flor. No obstante, dos de los individuos de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* presentaban un color suavemente rosado durante el E.F.P. 3, que se transformó en lila durante el E.F.P. 4 y en azul celeste durante el 5 (figura 4.4.19.).

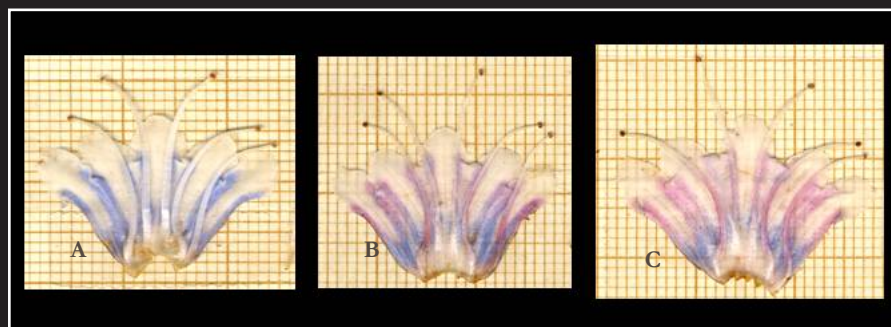


Figura 4.4.16. *E. decaisnei*. Color de la corola. A: E.F.P. 3; B: E.F.P. 4; C: E.F.P. 5. Flores diseccionadas longitudinalmente (scan).

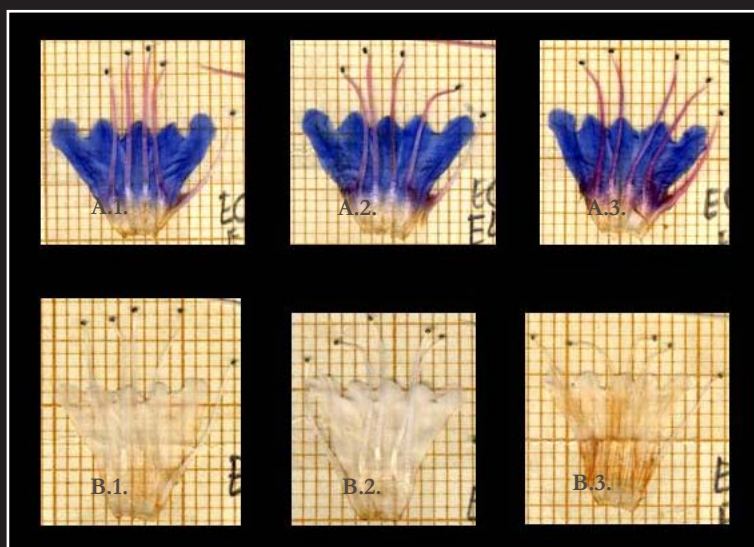


Figura 4.4.17. *E. callithyrsum*. Color de la corola y de los filamentos estaminales. A: individuo de flor azul; A.1.: E.F.P. 3; A.2.: E.F.P. 4; A.3.: E.F.P. 5. B: individuo de flor blanca; B.1.: E.F.P. 3; B.2.: E.F.P. 4; B.3.: E.F.P. 5. Flores diseccionadas longitudinalmente (scan).

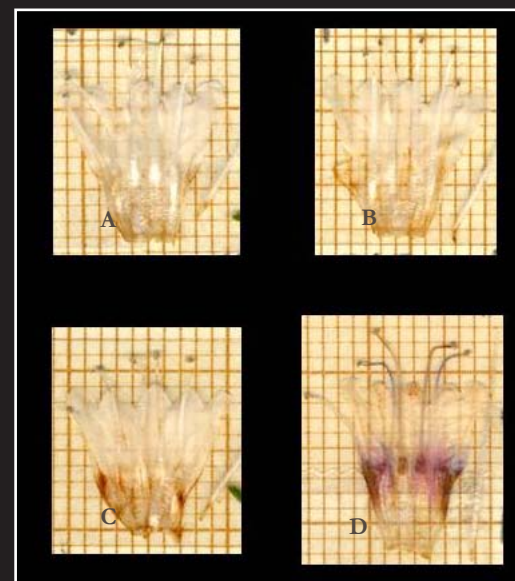


Figura 4.4.18. *E. onosmifolium*. Color de la corola. A: E.F.P. 3; B: E.F.P. 4; C y D: E.F.P. 5. Flores diseccionadas longitudinalmente (scan).

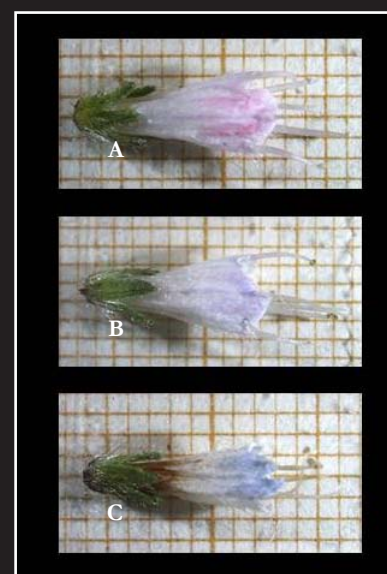


Figura 4.4.19. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Color en la en la región superior o apostépala (CO-S y CO-SC). A: E.F.P. 3; B: E.F.P. 4; C: E.F.P. 5. Flores en vista abaxial.

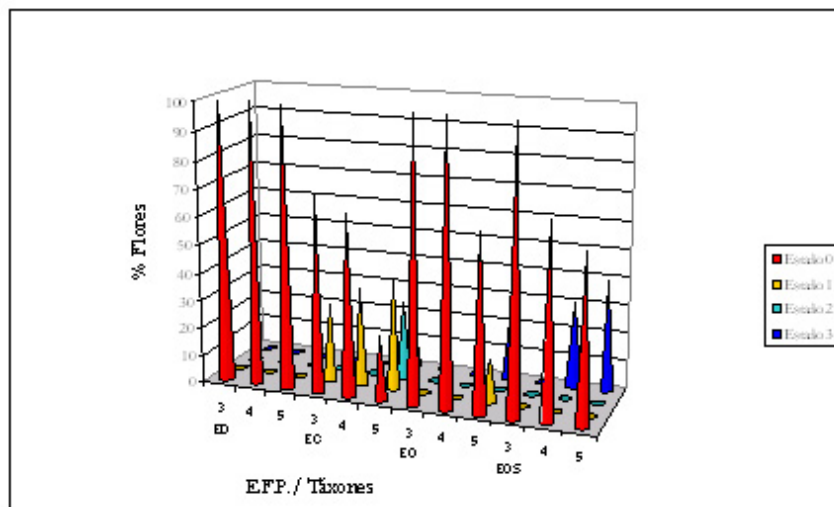


Figura 4.4.20. EFP 3- 5: Color en la zona de inserción de la corola (CO-I). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

Color en la zona de inserción de los estambres (hemisintapétala) de la corola (CO-I) (figura 4.4.20.)

En *E. decaisnei* el color de la corola en la región hemisintapétala es invariablemente azul ciano (figura 4.4.16.).

En el caso de *E. callithyrsum* (figura 4.4.17.), durante los E.F.P. 3 y 4 la mayoría de las flores (70,5 y 64,7%, respectivamente) presentan color blanco, a veces rosado (27,9 y 35,3% respectivamente) (figura 4.4.17 A.1, B.1 y B.2). Según los individuos, las flores generalmente pueden ir adquiriendo tonalidades progresivamente más rosadas (figura 4.4.17 A.2), de manera que en el E.F.P. 5 su color en esta zona normalmente es rosa intenso o púrpura (39,3 y 27,9%, respectivamente) (figura 4.4.17 A.3), aunque en ocasiones puede ser blanco (23%) y ocasionalmente canelo (9,8%) (figura 4.4.17 B.3).

En *E. onosmifolium* (figura 4.4.18) el color es blanco durante todo el ciclo de la flor, si bien durante el E.F.P. 5 se encontraron algunas flores en las que el color en la región hemisintapétala era canelo (21,7%) (figura 4.4.18C) o rosado (de suave a intenso) (15,2%) (figura 4.4.18D).

Finalmente, en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, el color es blanco en el E.F.P. 3, y lo es mayoritariamente durante el 4 y 5 (69,6 y 59,7%, respectivamente), pero también aparecen flores con base de color canela.

Grado de senescencia de la corola (SEN) (figura 4.4.21)

Las corolas de *E. decaisnei* presentan aspecto turgente durante los E.F.P. 3 y 4 de su desarrollo, mientras que en el 5 pierden la turgencia y presentan un aspecto normalmente fresco (67,5%) o, a veces, marchito (32,5%).

En el caso de *E. callithyrsum* la corola siempre presenta un aspecto turgente durante el E.F.P. 3. En el E.F.P. 4 hay corolas que se mantienen turgentes (35,3%), pero lo normal es que tengan aspecto fresco (58,8%), raramente con síntomas de marchitez (5,9%). Durante el E.F.P. 5 normalmente presentan un aspecto marchito (70,5%) o, en menor medida, fresco (29,5%).

E. onosmifolium presenta corolas de aspecto turgente durante el E.F.P. 3. Sin embargo en el E.F.P. 4 éstas suelen mostrar signos de marchitez (72%), aunque en ocasiones pueden tener un aspecto fresco (12,0%) o incluso turgente (16,0%). En el E.F.P. 5 su aspecto es siempre marchito.

Respecto a *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (figura 4.3.13), durante el E.F.P. 3 las corolas están turgentes. En el E.F.P. 4 suelen tener un aspecto fresco (47,8%), aunque a veces pueden presentar signos de marchitez (30,4%) o un aspecto turgente (21,7%). En el E.F.P. 5 la mayoría ofrecen síntomas de marchitez (86,1%).

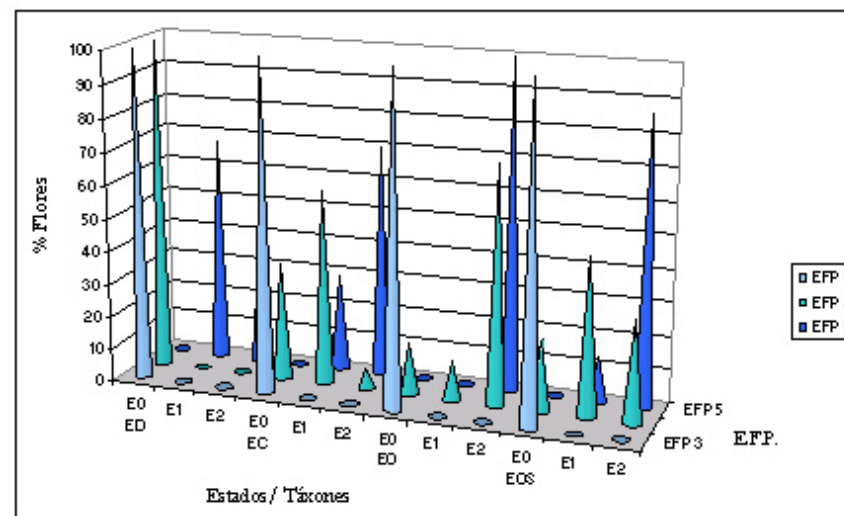


Figura 4.4.21. EFP 3- 5: Grado de senescencia de la corola (SEN). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P) y táxones.

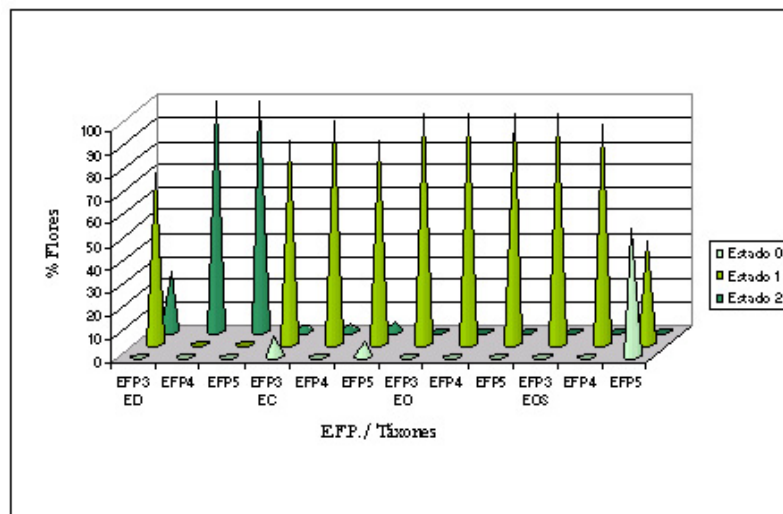


Figura 4.4.22. EFP 3- 5: Grado de curvatura hacia los lóbulos gemelos de los estambres 1 y 4 (E 1, 4- D). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

Androceo

Grado de curvatura hacia los lóbulos gemelos de los estambres 1-4, 2-3 y 5 (E14-D, E23-D, E5-D) (figuras 4.4.22, 4.4.23 y 4.4.24)

En *E. decaisnei* se observa un patrón común para los estambres 1 a 4, que es algo diferente del encontrado en el estambre 5. Los estambres 1 a 4 siempre están algo curvados: durante el E.F.P. 3 la curvatura suele ser ligera (rango: 73,9-80,4%) y sólo a veces está más marcada; en los E.F.P. 4 y 5 presentan un grado de curvatura muy marcado en todos los casos. Por su parte, el estambre 5 también presenta siempre una cierta curvatura, que en el E.F.P. 3 normalmente es ligera (58,7%) y en los E.F.P. 4 y 5 suele ser más marcada (63,2% y 100%, respectivamente).

En el caso de *E. callithyrsum* los estambres 1 y 4 casi siempre se disponen ligeramente curvados (88,5% E.F.P. 3 y E.F.P. 5 - 97% E.F.P. 4) y sólo ocasionalmente se encuentran apenas curvados (6,6% E.F.P. 5 - 8,2% E.F.P. 3) o lo están de manera muy marcada (2,9% E.F.P. 4 - 4,9% E.F.P. 5). Los estambres 2 y 3 también suelen presentar una ligera curvatura (80,3 E.F.P. 3 - 88,2 E.F.P.4), aunque siempre se observa un porcentaje de flores en los que están marcadamente curvados (11,8% E.F.P. 4 - 18% E.F.P. 5). El quinto estambre se dispone de manera algo diferente: en el E.F.P. 3 suele estar marcadamente curvado (54,1%), pero se observan flores en las que está sólo ligeramente curvado (27,9%) y otras en las que no se curva (18%), mientras que durante los E.F.P. 4 y 5 se dispone casi siempre ligeramente curvado (94,1 y 82%, respectivamente) y sólo a veces apenas curvado (5,9 y 13,1 %, respectivamente).

En relación a *E. onosmifolium* se observan tres patrones: el par 1-4 está siempre ligeramente curvados durante todo el ciclo de la flor; los estambres del par 2-3 se disponen de forma rectilínea durante el E.F.P.3, en el E.F.P. 4 comienzan a curvarse ligeramente (56%), y en el E.F.P. 5 están ligeramente curvados

(100%); finalmente, el estambre 5 se dispone entre apenas curvado y ligeramente curvado en todos los E.F.P.

Finalmente, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* muestra un patrón distinto para los estambres 1 a 4 y para el 5. Los primeros se disponen ligeramente curvados hacia los lóbulos gemelos durante los E.F.P. 3 y 4, y en el E.F.P. 5 algo más de la mitad de ellos pierden la curvatura. Por su parte el estambre 5 siempre mantiene un ligero grado de curvatura.

Grado de curvatura lateral de los estambres 1-4, 2-3 y 5 (E14-L, E23-L, E5-L) (figuras 4.4.25 y 4.4.26)

Con respecto a esta variable se ha observado un patrón común para los táxones de *Virescentia*, diferente del de *E. decaisnei*:

En el caso de *E. decaisnei* de nuevo se puede observar un patrón común para los estambres 1 a 4, diferente del encontrado en el estambre 5. Los estambres 1 a 4 pasan progresivamente de no estar curvados lateralmente en el E.F.P. 3 (71,7% E1-4; 69,6% E2-3) a estarlo hacia fuera en la mayoría de las flores durante el E.F.P. 5 (87,5% E1-4; 92,5% E2-3). El estambre 5 no suele curvarse de forma lateral, aunque puede hacerlo de manera puntual en el E.F.P. 4 (5,3%) y con una frecuencia algo mayor en el E.F.P. 5 (20%).

En el grupo de *Virescentia*) los estambres 1 a 4 se disponen sin curvarse lateralmente durante los E.F.P. 3 y 4, pero durante el E.F.P. 5 se curvan hacia dentro de la corola (en más de la mitad de las veces en el caso de *E. onosmifolium* - 65,2%- y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* -55,6%- y algo menos en *E. callithyrsum* - 32,8% E1-4 y 26,2% E2-3-). En el caso de *E. callithyrsum* se ha observado que de forma ocasional, durante los E.F.P. 3 y 5, hay flores en las que los pares de

estambres 1-4 y el 2-3 se encuentran girados hacia fuera de la corola (3,3 y 1,6%, respectivamente).

Color de los filamentos estaminales (C-ESTM)

En relación a *E. decaisnei* (figura 4.3.16) los resultados muestran que, de manera sistemática, el color de los dos tercios basales de los filamentos estaminales cambia progresivamente de color, de blanco a intensamente rosado/ púrpura. Durante el E.F.P. 3 los filamentos son en su mayoría completamente blancos (91,3%), en el E.F.P. 4 siempre se vuelven rosas en sus dos tercios basales, y en el E.F.P. 5 este color se va intensificando progresivamente hasta alcanzar incluso tonos púrpuras.

En el caso de *E. callithyrsum* (figura 4.4.27) se observan variaciones en la mayoría de los individuos, pero no en todos, con una tendencia a pasar progresivamente desde el blanco hacia tonalidades de rosa cada vez más intenso o púrpura, en los dos tercios basales o en toda la extensión de los estambres (figura 4.4.17).

Con respecto a *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, en todos los casos el color es blanco, sin variaciones, aunque al deshidratarse las flores con la edad pueden aparecer manchas de color canela.

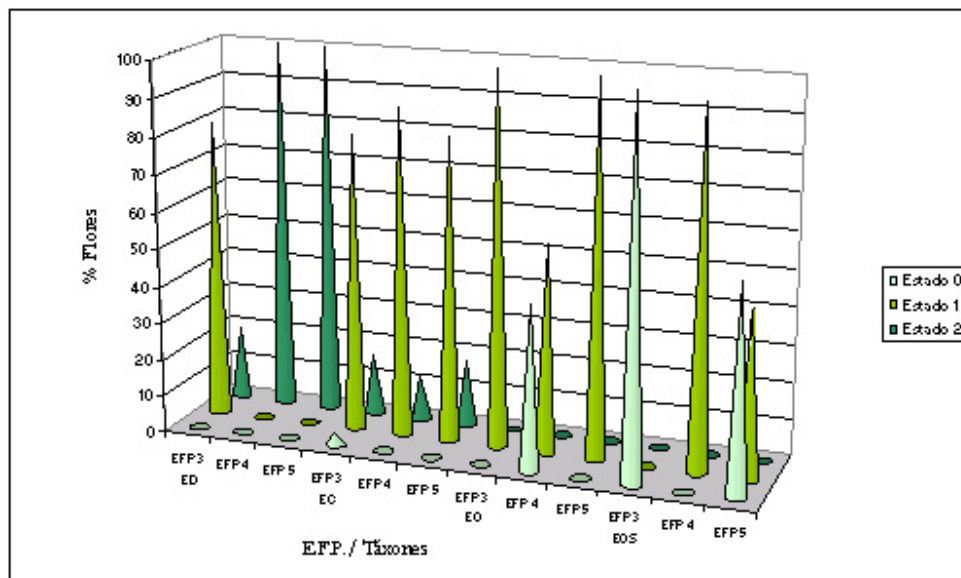


Figura 4.4.23. EFP 3- 5: Grado de curvatura hacia los lóbulos gemelos del estambre 2 y 3 (E 2, 3- D). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P) y táxones.

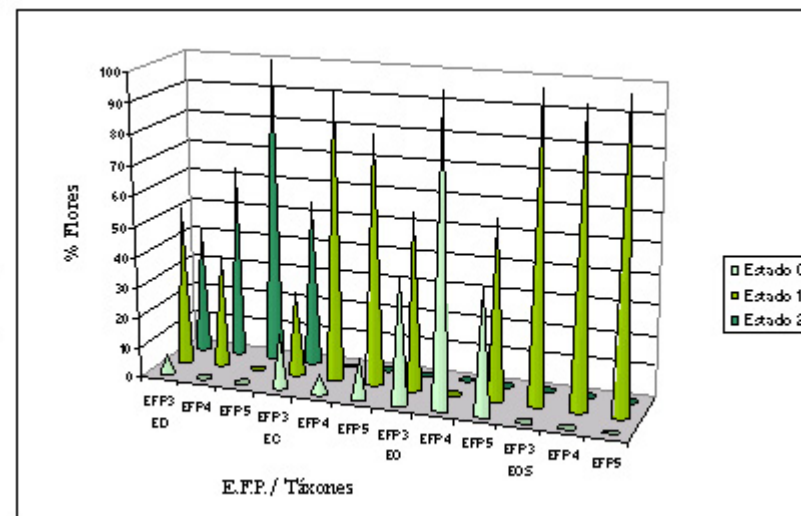


Figura 4.4.24. EFP 3- 5: Grado de curvatura hacia los lóbulos gemelos del estambre 5 (E 5- D). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P) y táxones.

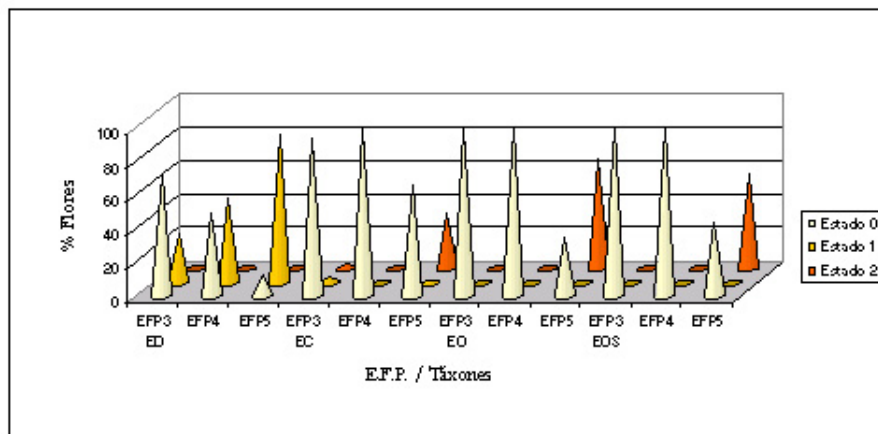


Figura 4.4.25. EFP 3- 5: Grado de curvatura lateral de los estambres 1 y 4 (E 1, 4- D). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P) y táxones.

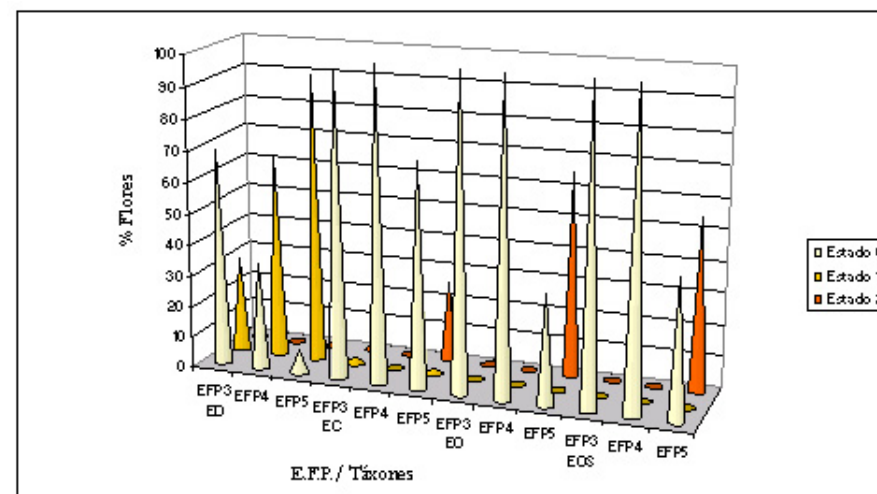


Figura 4.4.26. EFP 3- 5: Grado de curvatura lateral de los estambres 2 y 3 (E 1, 3- D). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P) y táxones.

Contenido polínico de las anteras 1-4, 2-3 y 5 (A14-P, A23-P A5-P AP) (figuras 4.4.28, 4.4.29 y 4.4.30)

Desde su dehiscencia y a lo largo de la vida de la flor, las anteras se van vaciando de polen, siempre más lentamente la antera 5 que el resto.

- En el caso de *E. decaisnei* de nuevo se vuelven a encontrar dos patrones de comportamiento, el del grupo de estambres 1 a 4 y el del estambre 5. En los estambres 1 a 4 la liberación del contenido polínico de las anteras comienza durante el E.F.P. 3. En el E.F.P. 4, aunque la mayoría de las anteras conserva algo de polen (55,3%), muchas están completamente vacías (44,7%), y en el E.F.P. 5 todas están vacías. El estambre 5, sin embargo, conserva intacto su contenido durante el E.F.P. 3, durante el E.F.P. 4 se ha vaciado bastante pero en la gran mayoría de los casos (76,3%) conserva algo de polen, y en el E.F.P. 5 todavía quedan restos en algunas flores (25%).

- La liberación del polen en *E. callithyrsum* sucede con más rapidez en las anteras del par 2 y 3, seguidas de las del par 1 y 4. De nuevo, la antera del quinto estambre es la que libera el polen con mayor lentitud. Durante el E.F.P. 3 aproximadamente la mitad de las anteras conservan bastante polen, (88,6 % A5, 62,3% A1-4 y 45,9% A 2-3), aunque algunas están vacías (6,6% A5, 11,5% A1-4 y 27,9% A 2-3). Durante el E.F.P. 4 continúa la liberación de polen pero todavía son una mayoría las anteras que conservan algo de polen (82,4% A5, 73,5% A1-4 y 61,8% A 2-3). En el E.F.P. 5 las anteras suelen estar vacías y sólo ocasionalmente conservan algo de polen (9,8% A5, 8,2% A1-4).

- En *E. onosmifolium* de nuevo la liberación del polen sucede con más rapidez en las anteras del par 2-3, seguidas por las del par 1-4 y, finalmente, por la antera del quinto estambre, que libera su carga con mucha mayor lentitud que las anteriores. Durante el E.F.P. 3 las cinco anteras suelen estar casi llenas, sobre todo la quinta (100% A5, 80% A1-4 y 72% A 2-3), aunque se han observado

casos en los que las anteras 1 a 4 se encontraba bastante vacías o incluso sin polen (16% A1-4; 28% A2-3). A lo largo del E.F.P. 4 las anteras que más se vacían son el par 2-3, seguidas por el 1-4, mientras que la antera 5 conserva buena parte de su contenido. En el E.F.P. 5 las anteras 1 a 4 normalmente están vacías (71,7% A1-4; 91,3% A2-3), pero la antera 5 suele conservar todavía algo de polen (63%).

- Aunque no se disponen de datos concretos sobre *E. onosmifolium* ssp. *specabile*, nuestras observaciones indican que sigue un patrón muy similar a *E. onosmifolium*, si bien en este caso la antera del quinto estambre suele conservar casi intacto su contenido polínico hasta bien avanzado el E.F.P. 5.

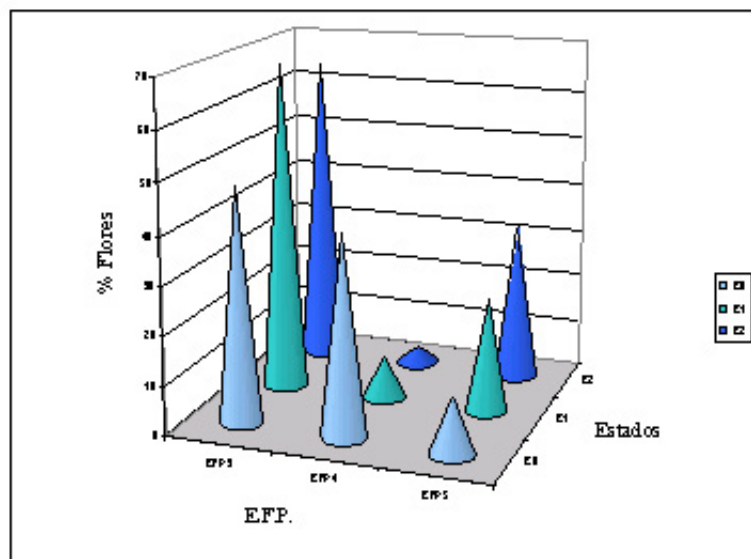


Figura 4.4.27. EFP 3- 5: *E. callithyrum*, color de los filamentos estaminales. Porcentaje de flores en cada estado (E), según los diferentes estadios fenológicos preliminares (E.F.P.).

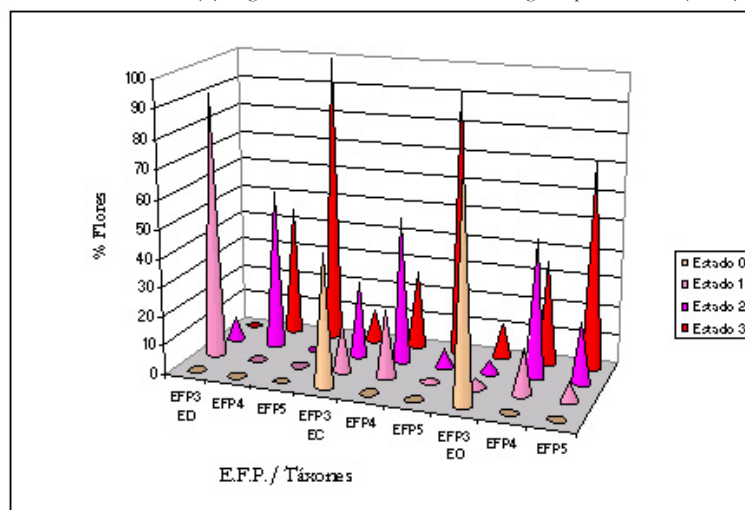


Figura 4.4.28. EFP 3- 5: Contenido polínico de las anteras 1 y 4 (A14-P). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

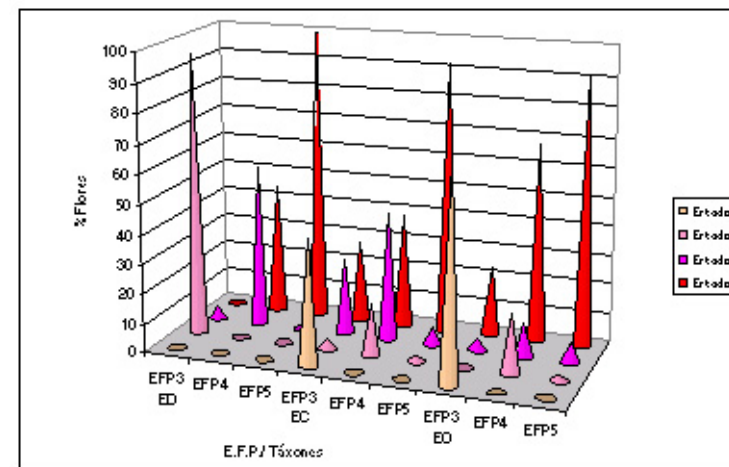


Figura 4.4.29. EFP 3- 5: Contenido polínico de las anteras 2 y 3 (A23-P). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

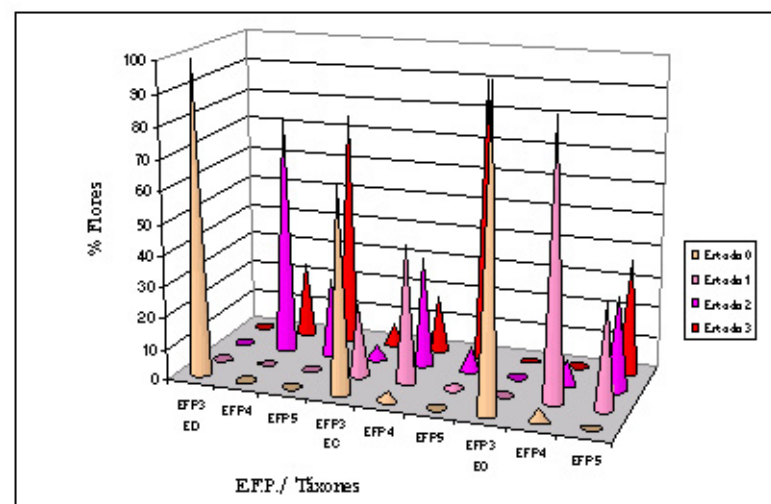


Figura 4.4.30. EFP 3- 5: Contenido polínico de la antera 5 (A5-P). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

Gineceo

Grado de curvatura distal del estilo hacia los lóbulos gemelos (ESTL-D) (figura 4.4.31)

En todos los táxones se ha comprobado que el grado de curvatura del estilo aumenta de forma progresiva durante el desarrollo de la flor.

E. decaisnei (figura 4.3.18) se caracteriza frente a los táxones del grupo *Virescentia* por el mayor grado de curvatura distal del estilo. Durante el E.F.P. 3 la mayoría de las veces el estilo se encuentra poco o nada curvado (26,1 y 50%, respectivamente), pero progresivamente la proporción aumenta hasta alcanzar en el E.F.P. 5 un 47,5% de flores con un alto grado de curvatura y sólo un 25% donde ésta prácticamente no existe.

E. callithyrsum presenta estilos generalmente poco o nada curvados, en los que la curvatura puede incrementarse ligeramente a medida que avanza el desarrollo de la flor (desde un 8,2% en el E.F.P.3 hasta un 42,6% en el 5).

En *E. onosmifolium* los estilos no suelen presentar curvatura distal (entre el 73,9 y el 88,0%) o ésta es muy ligera.

E. onosmifolium ssp. *spectabile* es de los táxones del grupo *Virescentia* el que presenta el mayor porcentaje de flores con estilos curvados (aunque esta curvatura es solo ligera; 9,1% en el E.F.P. 3 al 58,3% en el E.F.P. 5).

Color del estilo (C-ESTL)

El único taxon en el que se han observado variaciones cromáticas en el estilo ha sido *E. callithyrsum*, con colores que van de blanco a suavemente rosado. Esta heterocromía varía dependiendo principalmente de los individuos, pues dentro de cada uno no se han observado cambios significativos durante el desarrollo de la flor (figura 4.3.20).

Grado de separación de las ramas estigmáticas (RAMAS) (figura 4.4.32)

En *E. decaisnei* la separación de las ramas estigmáticas es también progresiva. Durante el E.F.P. 3 suelen estar juntas (60,9%) o algo separadas, en el E.F.P. 4 casi siempre están algo separadas (97,4) o puntualmente bastante separadas, y en el E.F.P. 5 siempre están bastante separadas

Respecto a *E. callithyrsum*, en el E.F.P. 3 las ramas suelen disponerse unidas o ligeramente separadas (45,9 y 49,2%, respectivamente) o, en una pequeña proporción, bastante separadas (4,9%). Durante los estadios E.F.P. 4 y 5 lo normal es que estén un poco separadas (67,6 y 73,8%, respectivamente) o, con menor frecuencia, bastante separadas (29,4 y 26,2% en cada caso), pudiendo permanecer unidas de forma ocasional durante el E.F.P. 4 (2,9%).

En *E. onosmifolium* durante el E.F.P. 3 las ramas suelen permanecer unidas (56%), ligeramente separadas (32%) o, en menor medida, bastante separadas (12%). En el E.F.P. 4 normalmente están un poco separadas (64%), con menor frecuencia bastante separadas (24%) o unidas (12%). En el E.F.P. 5 se mantiene una relación similar, pero parte de las flores que antes presentaban ramas un poco separadas éstas ahora están bastante separadas (15%).

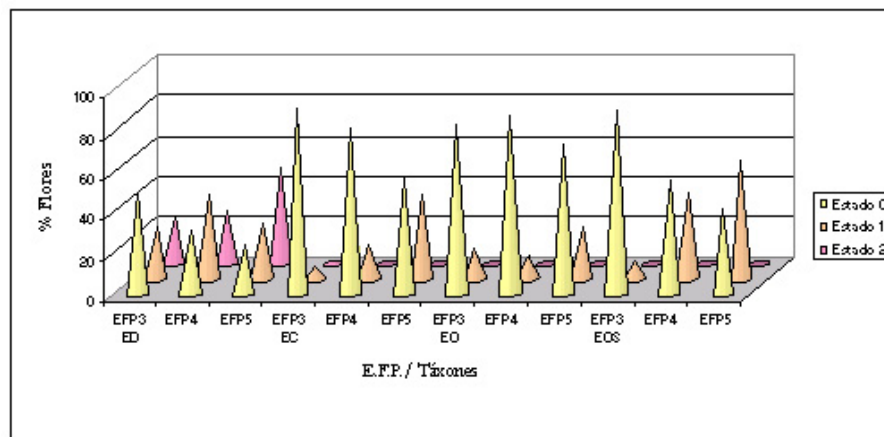


Figura 4.4.31. EFP 3- 5: Grado de curvatura distal del estilo hacia los lóbulos gemelos (ESTL-D). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

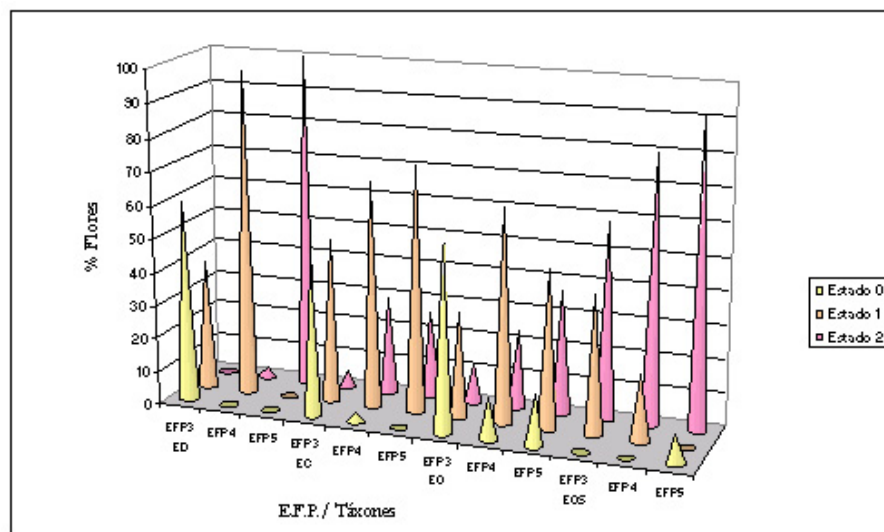


Figura 4.4.32. EFP 3- 5: Grado de separación de las ramas estigmáticas (RAMAS). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

En el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* durante los E.F.P. 3 y 4 las ramas estigmáticas suelen encontrarse bastante separadas (58,8 y 80%, respectivamente), no habiéndose observado flores donde estuvieran unidas. En el E.F.P. 5 casi siempre están bastante separadas y sólo en un pequeño porcentaje unidas (8,7%).

Disposición del estigma respecto al punto de curvatura de los estambres (ESTL-ESTM) (figura 4.4.33)

En *E. decaisnei* se observa un cambio gradual por el que el estigma pasa de estar situado durante el E.F.P. 3 en una posición entre el punto de curvatura del estambre 5 y el de los E.F.P. 1 y 4 (80,4%) o inferior, a ocupar durante el E.F.P. 4 una altura similar a la de estos últimos (94,7%), y finalmente, durante el E.F.P. 5, llegar incluso a superar la de los estambres más distales (2 y 3) (37,5%).

En el caso de *E. callithyrsum* durante el E.F.P. 3 el estilo suele alcanzar en la mayoría de los casos al estambre cinco (44,3%) y a veces también al par 2-3 (18%). En el E.F.P. 4 suele disponerse entre los estambres 1-4-5 y 2-3 (58,8%), o superar a estos últimos (32,4%), mientras que en el E.F.P. 5 suele superar el punto más distal de curvatura de cualquiera de los estambres (80,3%).

En *E. onosmifolium* durante el E.F.P. 3 el estigma suele estar situado entre el estambre 5 y el resto (56%), o superando la altura de los estambres 1-4 pero sin alcanzar al par 2-3 (40%). En el E.F.P. 4 esta proporción se invierte (44 y 52%, respectivamente), y en el E.F.P. 5 el estilo normalmente se dispone superando la altura más distal de los estambres (91,3%).

Finalmente, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* sigue un patrón similar a *E. callithyrsum*, pero durante los E.F.P. 4 y 5 es algo menor el porcentaje de flores cuyos

estilos han superado el punto de curvatura más distal de los estambres (13% y 55,6%, respectivamente).

Receptividad estigmática I: desarrollo de tubos polínicos (RE-TP) (*E. decaisnei*) (figura 4.4.34)

Durante el E.F.P. 3 se ha observado la presencia de tubos polínicos incipientes (22,2%), si bien lo habitual es que no hayan comenzado a desarrollarse (77,8%). En el E.F.P. 5 la mayoría de los estilos presentan tubos polínicos (80%), proporción que aumenta en el E.F.P. 6 (90%), aunque en ambos casos persiste un porcentaje de flores en las que no se ha detectado su presencia.

Receptividad estigmática II: separación de las papilas estigmáticas (RE-PE). Observaciones MO y MEB (*E. decaisnei*) (figuras 4.4.35 y 4.4.36)

Los resultados de ambas pruebas coinciden en que durante el E.F.P. 3 las papilas estigmáticas siempre están unidas. Del E.F.P. 5 sólo se dispone de los datos obtenidos mediante MO y, de acuerdo con ellos, en la mayoría de los casos las papilas están separadas (75%). Los datos disponibles para el E.F.P. 6 son completamente diferentes según la técnica empleada: mientras que las observaciones al MO parecen indicar que las papilas están siempre unidas, las imágenes obtenidas con MEB demuestran claramente que están separadas (ver punto siguiente).

Receptividad estigmática III: presencia de granos de polen entre las papilas estigmáticas (RE-PO). Observaciones MO y MEB (*E. decaisnei*) (figuras 4.4.35 y 4.4.36)

Los resultados obtenidos a través de las dos pruebas coinciden en la no detección de granos de polen en ningún caso durante el E.F.P. 3 y en su presencia sistemática durante el E.F.P. 6. Para el E.F.P. 5 sólo se dispone de resultados de MO, que indican la presencia mayoritaria de granos de polen (87,5%), aunque no en todos los casos.

Resulta llamativo que el porcentaje detectado de flores con granos de polen entre sus papilas durante el E.F.P. 5 fuera superior al de flores en este mismo E.F.P. que presentaban separación de papilas estigmáticas. Las observaciones al MEB del E.F.P. 6 muestran una cantidad enorme de granos de polen entre las papilas estigmáticas. Tal densidad podría explicar que se hayan cometido errores de interpretación al considerar como papilas unidas lo que en realidad era una mezcla de papilas separadas con granos de polen intercalados.

Producción de óvulos

El número de óvulos encontrado en las flores empleadas para realizar las estimas de producción polínica, así como en todas las que durante las que hemos diseccionado durante el desarrollo de la presente investigación, ha sido constante e igual a cuatro.

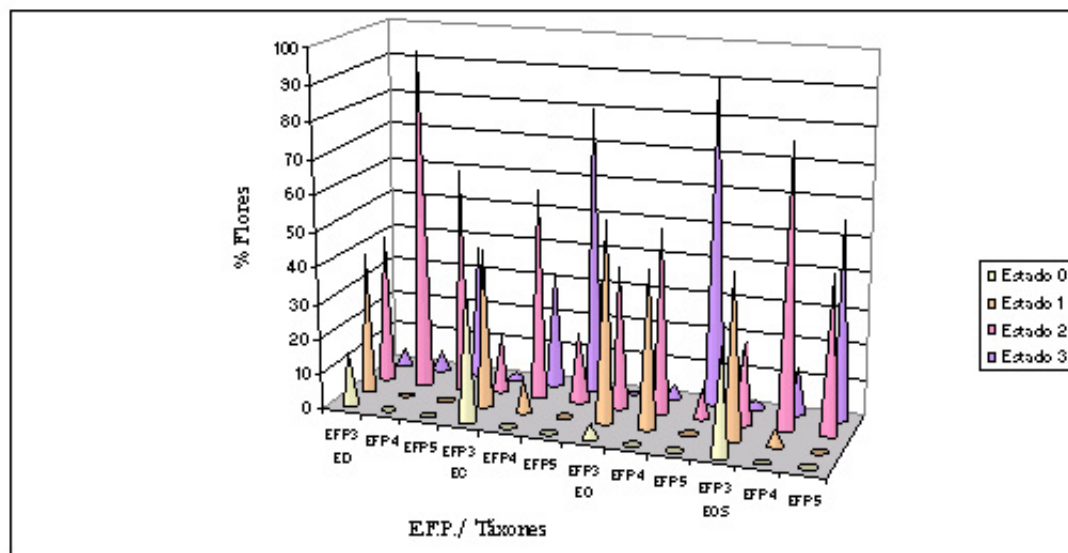


Figura 4.4.33. EFP 3- 5: Disposición del estigma respecto al punto de curvatura de los estambres (ESTL-ESTM). Porcentaje de flores en cada estado (E), según estadios fenológicos preliminares (E.F.P.) y táxones.

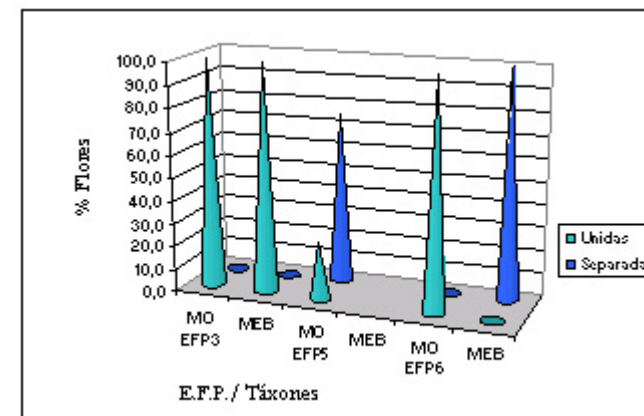


Figura 4.4.35. EFP 3- 6: *E. decaisnei*. Separación de las papilas estigmáticas (RE-PE). Porcentaje de flores en cada estado (E), según los estadios fenológicos preliminares (E.F.P.).

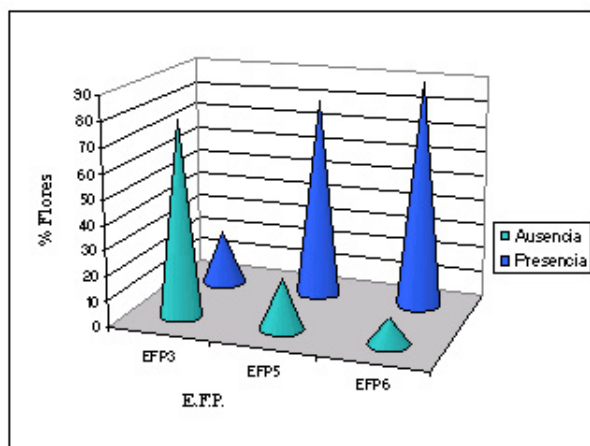


Figura 4.4.34. EFP 3- 6: *E. decaisnei*. Presencia de tubos polínicos (RE-TP). Porcentaje de flores según los diferentes estadios fenológicos preliminares. (E.F.P.).

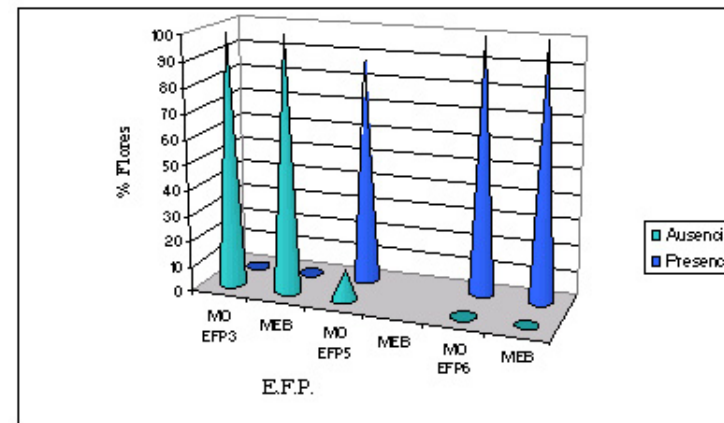


Figura 4.4.36. EFP 3- 6: *E. decaisnei*. Presencia de granos de polen entre las papilas estigmáticas (RE-PO). Porcentaje de flores en cada estado (E), según los estadios fenológicos preliminares (E.F.P.).

Caracteres florales de interés no cuantificados

Hay dos caracteres fenológicos que a pesar de no haber sido cuantificados de manera sistemática, son importantes para comprender la biología reproductiva de esta especie: la disposición que adoptan las anteras respecto a sus filamentos estaminales y el grado de elongación del cáliz.

Disposición de las anteras respecto a sus filamentos estaminales

Se ha observado que la disposición que adoptan las anteras respecto a sus filamentos estaminales es muy variable, y que pueden girar respecto al eje del filamento (hasta 180° desplazando el eje mayor de la antera y hasta 90° desplazando el menor) (figura 4.4.37).

Elongación del cáliz durante la fructificación

Corroboramos las observaciones realizadas por BRAMWELL (1972a) respecto a la acrescencia del cáliz durante la fructificación en *E. decaisnei* (figura 4.4.50) y *E. callithyrsum*, y las realizadas por WEBB & BERTHELOT (1844) respecto de la no-acrescencia del cáliz en *E. onosmifolium*. En cuanto a *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, nuestras observaciones indican que, al igual que la especie anterior, el cáliz no experimenta acrescencia durante el período de maduración del fruto.

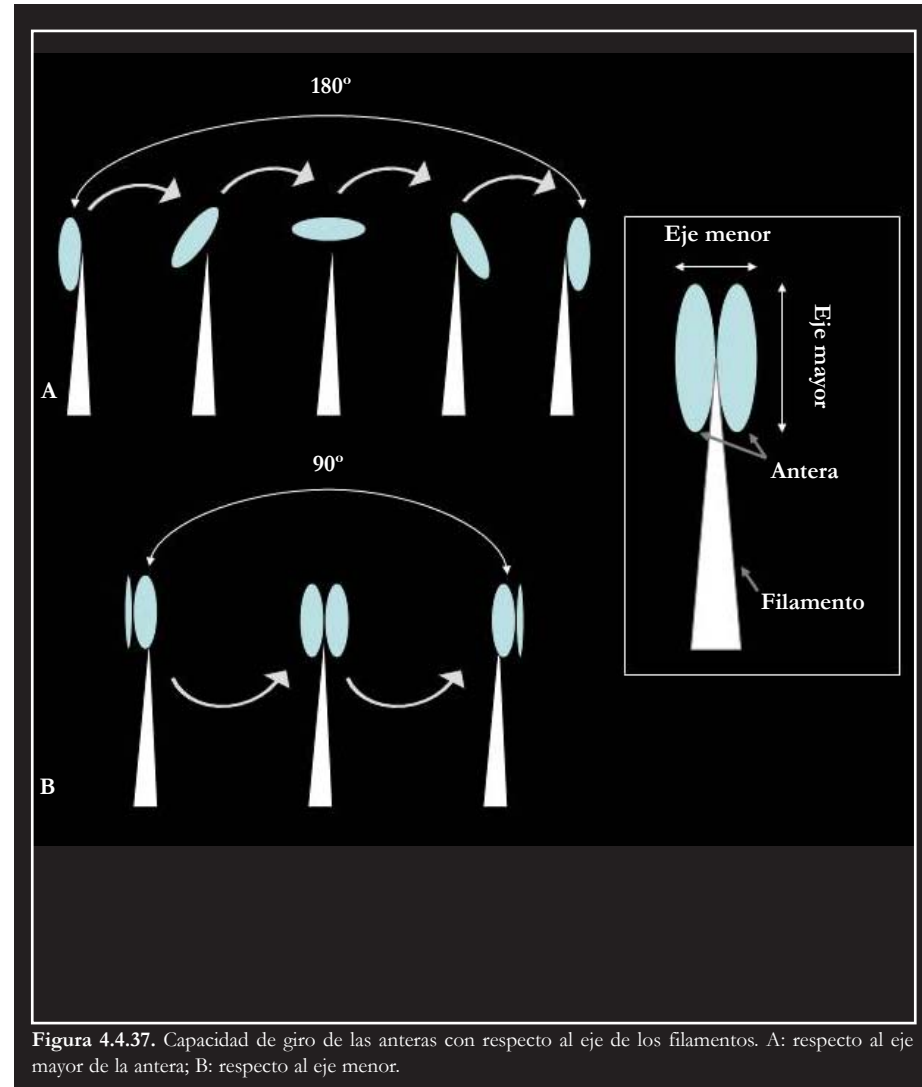


Figura 4.4.37. Capacidad de giro de las anteras con respecto al eje de los filamentos. A: respecto al eje mayor de la antera; B: respecto al eje menor.

Comprobación de la existencia de la dicogamia: inicio y duración de las fases masculina y femenina de la flor (*E. decaisnei*)

Se comprueba que *E. decaisnei* es una especie protándrica no estricta. La fase masculina comienza durante la etapa de botón floral, antes de formarse un primer orificio en la corola (E.F.P. 1). Durante el E.F.P. 3 las anteras conservan la mayor parte de su carga polínica. No se han llevado a cabo pruebas para establecer la viabilidad del polen, pero por la juventud de la flor y lo reciente de la dehiscencia, se puede deducir que en este E.F.P. el polen es viable y, por lo tanto, que la flor está en fase masculina. Durante esta etapa las papilas estigmáticas normalmente se encuentran unidas, lo que indica que generalmente el estigma no se encuentra receptivo. No obstante, las pruebas para detectar la presencia de tubos polínicos dieron positivo en un 22,2% de los casos, lo que pone de manifiesto que durante este estadio existe una proporción menor de flores en las que los estigmas están receptivos.

Durante el E.F.P. 5 las anteras están vacías y sólo en el estambre 5 es probable encontrar algo de polen (25%). Durante esta etapa el gineceo está receptivo: en la gran mayoría de los casos las papilas estigmáticas están separadas (75%), hay granos de polen entre ellas (87,5%) y tubos polínicos desarrollándose en el estilo (80%), lo que indica que la flor está en fase femenina.

4.4.2. ANÁLISIS DE LAS RECOMPENSAS FLORALES

Polen

Oferta y producción de polen

Los resultados referentes a la oferta de polen durante la antesis han sido descritos en el apartado anterior. Con respecto a la producción de polen, por

término medio la mayor cantidad de granos de polen por antera corresponde a *E. decaisnei* con 55.748 ± 4.211 , seguido por *E. callithyrsum* con 43.341 ± 2.962 , *E. onosmifolium* con 34.156 ± 1.981 , y, finalmente, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* con 29.149 ± 1.791 (tabla 4.4.6.). No obstante es preciso señalar que en las cuatro especies los resultados presentan una elevada variabilidad. Los test de contraste muestran diferencias significativas entre estos cuatro táxones (H de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 19,89$; gl=3, $p < 0,001$). En los únicos casos en los que estas diferencias no son significativas es entre *E. decaisnei* y *E. callithyrsum*, y al comparar entre sí las dos subespecies de *E. onosmifolium* (tabla 4.4.7.).

Tamaño del polen fresco

Los resultados se presentan en la tabla 4.4.6. Según ellos, *E. decaisnei* es el taxon cuyo polen tiene un mayor tamaño (eje mayor del polen mide $15,2 \pm 0,05$ μm , y el menor $12,6 \pm 0,05$ μm). Le sigue, por este orden, el de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, cuyo eje mayor mide $13,9 \pm 0,07$ μm , y el menor $11,6 \pm 0,06$ μm ; el de *E. callithyrsum*, que tiene $13,1 \pm 0,05$ μm de eje mayor y $10,9 \pm 0,05$ μm de eje menor; y, finalmente, el de *E. onosmifolium*, con $12,6 \pm 0,07$ μm de eje mayor y $10,1 \pm 0,06$ μm de eje menor. Las diferencias observadas entre los cuatro táxones, para cualquiera de estas dos variables, son significativas en todos los casos (H de Kruskal-Wallis: eje mayor $\chi^2 = 1056$; gl=3; $p < 0,001$; eje menor $\chi^2 = 1222$; gl=3; $p < 0,001$; tabla 4.4.8.).

Néctar (*E. decaisnei*)

Los estadísticos descriptivos correspondientes a las variables *cantidad de néctar por flor* y *concentración de azúcares en el néctar*, para los datos en su conjunto y agrupados en función de los diferentes factores considerados (sexo, E.F.P. y

grado de humedad), se pueden consultar en la (tabla 4.4.9). Para estudiar el efecto de la humedad ambiental sobre la concentración de azúcares en el néctar, se establecieron tres grupos de resultados según si la humedad era inferior al 60%, entre el 60 y el 80% o superior al 80%.

Tomando en conjunto todos los datos (N= 309), la cantidad media de néctar por flor es de $8,92 \pm 0,67 \mu\text{l}$, y su contenido de azúcar el $13,9 \pm 0,30\%$, aunque estos datos presentan una variabilidad muy elevada (especialmente los relativos al volumen). Los valores máximos han sido de $62,8 \mu\text{l}$ y 25% , y los mínimos de $0,00 \mu\text{l}$ y 5% , respectivamente. Las pruebas de contraste ponen de manifiesto la existencia de diferencias significativas en la cantidad de néctar según los factores sexo y E.F.P. (tabla 4.4.10.), y de diferencias en el porcentaje de azúcares en función de la humedad ambiental (H de Kruskal- Wallis: volumen $\chi^2= 1,64$; gl= 2; p= 0,441; concentración $\chi^2= 10,35$; gl=2; p= 0,006). Por sexos (figura 4.4.38.), las flores hermafroditas son las que presentan una mayor cantidad de néctar por flor, con un promedio de $11,0 \pm 1,05 \mu\text{l}$ frente a los $6,88 \pm 0,80 \mu\text{l}$ de media encontrado en las flores femeninas. Según los E.F.P. (figura 4.4.38.), las diferencias son aún mayores: las flores en E.F.P. 3 tienen una cantidad media de néctar considerablemente mayor ($18,71 \pm 1,08 \mu\text{l}$) que las flores en E.F.P. 5 ($4,03 \pm 0,60 \mu\text{l}$). La concentración de azúcares es ligeramente superior en las flores pistiladas ($14,33 \pm 0,47\%$) que en las hermafroditas ($13,56 \pm 0,38\%$), e igualmente algo mayor en el E.F.P. 5 ($14,02 \pm 0,63\%$) que en el E.F.P. 3 ($13,86 \pm 0,29\%$), pero en estos casos las diferencias observadas no son significativas. Con respecto al grado de humedad (figura 4.4.39.), se observa un decremento del contenido de azúcares a medida que aumenta la humedad ambiental, y se han encontrado diferencias significativas según si la humedad es inferior al 60% o superior (tabla 4.4.11.). Con respecto al volumen de néctar, las diferencias no son significativas, si bien se puede observar un ligero máximo correspondiente al rango de humedad de entre el 60 y el 80% (tabla 4.4.11.).

Tabla 4.4.6. Estadísticos descriptivos de la producción de granos de polen (POL./ANT: número de granos de polen por antera; POL./FL: número de granos de polen por flor) y el tamaño del polen fresco (micras - μm -). ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Variables	Tx	Variables	N	Rango	Media \pm E.T.
PRODUCCIÓN DE POLEN	ED	POL./ANT	11	[36.005,00 - 72.735,00]	55.747,82 \pm 4.211,07
		POL./FL	11	[180.025,00 - 363.675,00]	278.739,09 \pm 21.055,37
	EC	POL./ANT	11	[19.165,00 - 55.110,00]	43.340,73 \pm 2.961,86
		POL./FL	11	[95.825,00 - 275.550,00]	216.703,64 \pm 14.809,29
	EO	POL./ANT	7	[27.592,00 - 41.622,00]	34.156,43 \pm 1.981,41
		POL./FL	7	[137.960,00 - 208.110,00]	170.782,14 \pm 9.907,05
	EOS	POL./ANT	7	[22.131,00 - 34.875,00]	29.148,71 \pm 1.790,92
		POL./FL	7	[110.655,00 - 174.375,00]	145.743,57 \pm 8.954,59
	TAMAÑO DEL POLEN FRESCO (μm)	EJE MAYOR	1176	[8,05 - 20,95]	15,24 \pm 0,05
		EJE MENOR	1176	[4,52 - 15,94]	12,61 \pm 0,05
	EC	EJE MAYOR	1199	[8,14 - 17,94]	13,10 \pm 0,05
		EJE MENOR			
	EO	EJE MAYOR	984	[7,25 - 19,88]	12,58 \pm 0,07
		EJE MENOR	984	[6,04 - 16,94]	10,13 \pm 0,06
	EOS	EJE MAYOR	943	[7,29 - 19,89]	13,87 \pm 0,07
		EJE MENOR	943	[6,24 - 17,33]	11,56 \pm 0,06

Tabla 4.4.7. Pruebas de contraste de las diferencias en la producción de granos de polen por antera (POL./ANT) entre los taxones *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). Prueba U de Mann-Whitney. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se señalan las comparaciones con diferencias significativas.

Táxones comparados	U de Mann-Whitney	Sig.
ED-EC	33	0,071
ED-EO	7	0,004
ED-EOS	0	< 0,001
EC-EO	10	0,010
EC-EOS	8	0,006
EO-EOS	14	0,180

Tabla 4.4.8. Pruebas de contraste del tamaño del polen fresco entre los taxones *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). Prueba U de Mann-Whitney. Significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Variables	Táxones comparados	U de Mann-Whitney	Sig.
EJE MAYOR	ED-EC	247496	<0,001
	ED-EO	189393	<0,001
	ED-EOS	323128	<0,001
	EC-EO	461198	<0,001
	EC-EOS	452890	<0,001
	EO-EOS	297172	<0,001
EJE MENOR	ED-EC	243916	<0,001
	ED-EO	163718	<0,001
	ED-EOS	301705	<0,001
	EC-EO	414037	<0,001
	EC-EOS	435571	<0,001
	EO-EOS	254797	<0,001

Tabla 4.4.9. *E. decaisnei*. Producción de néctar. Estadísticos descriptivos. N= tamaño muestral. Vol.= volumen de néctar producido, en µl. %= porcentaje de azúcares.

			Variable	N	Rango	Media ± E.T.
Muestra total	VOL.			309	[0,00 - 62,83]	8,92 ± 0,67
	%			163	[5,00 - 25,00]	13,92 ± 0,30
Sexo	Hermafroditas	VOL.		152	[0,00 - 62,83]	11,03 ± 1,05
		%		87	[5,00 - 22,00]	13,56 ± 0,38
	Femeninos	VOL.		157	[0,00 - 44,74]	6,88 ± 0,80
		%		76	[6,00 - 25,00]	14,33 ± 0,47
					[0,00 - 0,00]	0,00 ± 0,00
E.F.P.	Estadio 3	VOL.		103	[1,97 - 44,74]	18,71 ± 1,08
		%		100	[6,00 - 18,00]	13,86 ± 0,29
	Estadio 5	VOL.		206	[0,00 - 62,83]	4,03 ± 0,60
		%		63	[5,00 - 25,00]	14,02 ± 0,63
Humedad	< 60%	VOL.		85	[0,00 - 38,16]	7,77 ± 1,14
		%		40	[8,00 - 25,00]	15,48 ± 0,59
	60- 80%	VOL.		152	[0,00 - 62,83]	9,84 ± 1,02
		%		81	[5,00 - 22,00]	13,67 ± 0,42
	> 80%	VOL.		72	[0,00 - 44,74]	8,34 ± 1,33
		%		42	[6,00 - 21,00]	12,93 ± 0,58

Tabla 4.4.10. *E. decaisnei*. Producción de néctar: comparación de muestras según el sexo y el estadio fenológico. Vol.= volumen de néctar producido, en µl. %= porcentaje de azúcares. Prueba no paramétrica U de Mann-Whitney. Sig.= significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

FACTOR	Variable	U de Mann-Whitney	Sig.
Sexo	VOL.	10029,0	0,011
	%	2821,0	0,104
Estadio fenol.	VOL.	2168,0	< 0,001
	%	3107,5	0,884

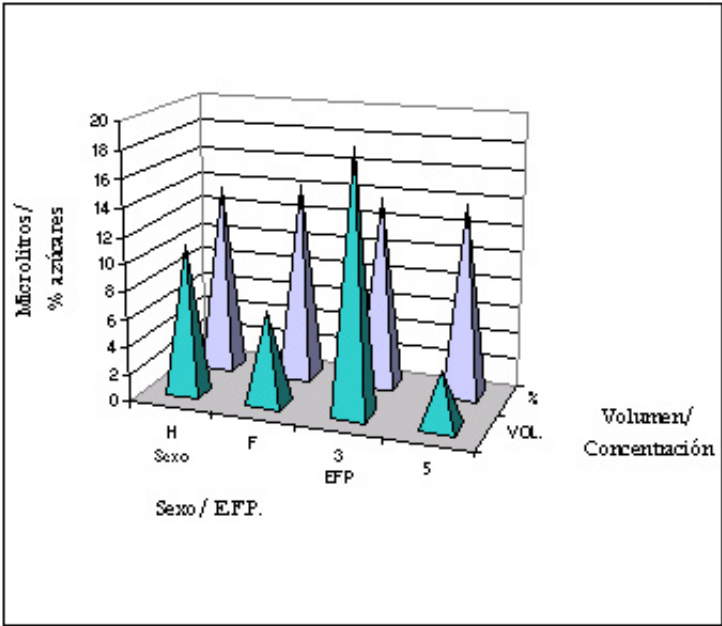


Figura 4.4.38. *E. decaisnei*. Volumen (µl) y porcentaje de azúcares en el néctar en función del sexo (H: hermafrodita; F: femenino) y del estadio fenológico (3 ó 5) de las flores

Tabla 4.4.11. *E. decaisnei*. Concentración de azúcares en el néctar: comparación de muestras según el grado de humedad . Test no paramétrico U de Mann Whitney. Sig.= significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Rangos	U de Mann- Whitney	Sig.
<60% - 60%	1149,0	0,009
<60% - >80%	510,5	0,002
60% - > 80%	1556,5	0,437

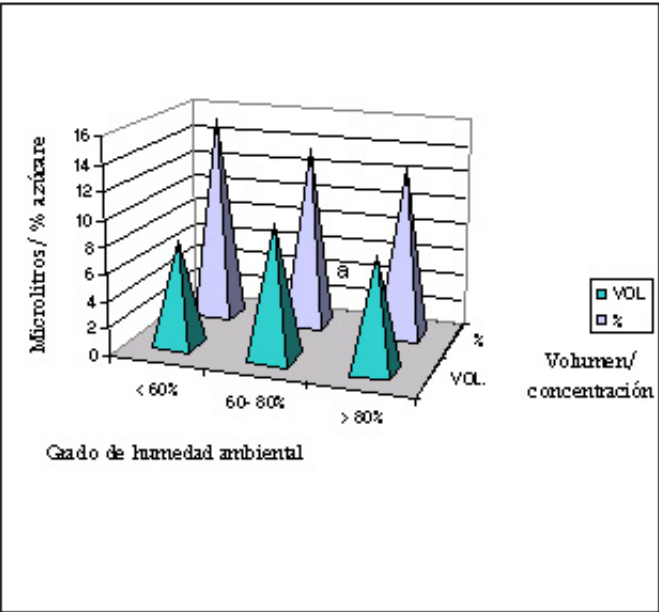


Figura 4.4.39. *E. decaisnei*. Volumen y porcentaje de azúcares en el néctar en función del grado de humedad ambiental (%).

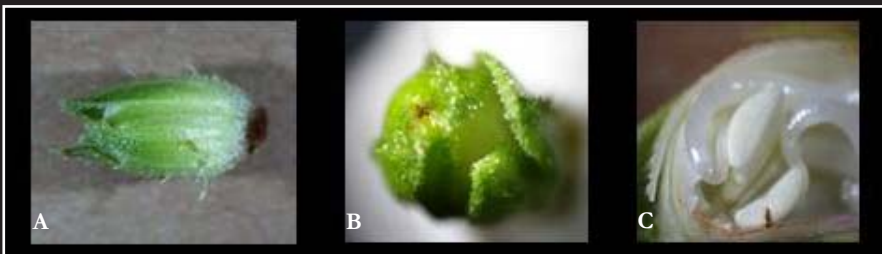


Figura 4.4.40. *E. decaisnei*. Estadio fenológico 0: yema. A: vista lateral; B: vista frontal; C: antera con línea de dehiscencia.

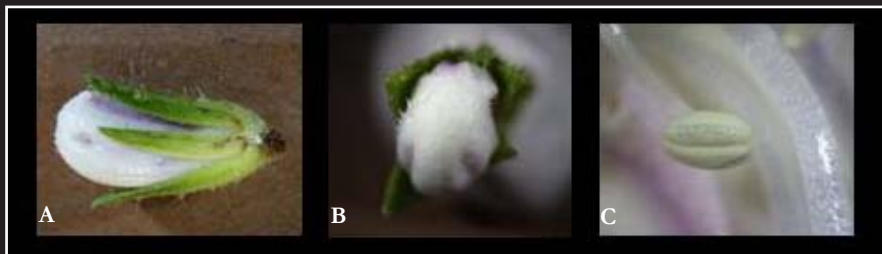


Figura 4.4.41. *E. decaisnei*. Estadio fenológico 1: botón joven. A: vista lateral; B: vista frontal; C: antera.

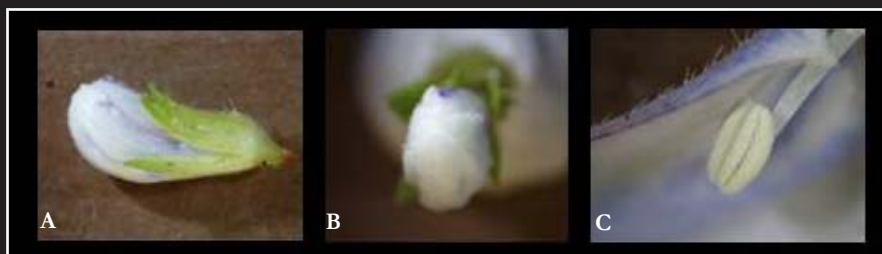


Figura 4.4.42. *E. decaisnei*. Estadio fenológico 2a.: botón maduro cerrado. A: vista lateral; B: vista frontal; C: antera comenzando la dehiscencia.

4.4.3. DESCRIPCIÓN DE LA FENOLOGÍA INTRAFLO- RAL DE LAS ESPECIES

E. decaisnei

Se han definido siete estadios:

- *Estadio 0. Yema* (figura 4.4.40). El *cáliz* se ha abierto dejando ver la corola, los *pétalos* tienen una posición inferior o igual a los *sépalos* y son de color blanco con líneas fucsias. Las cinco *anteras* presentan línea de dehiscencia.
- *Estadio 1. Botón joven* (figura 4.4.41). La longitud de los *pétalos* sobrepasa la de los *sépalos* y la supera hasta casi el doble. El color de los *pétalos* es blanco y el color de las líneas varía desde el rosa hasta el azul ciano, pasando por el violeta. En esta fase comienza la dehiscencia de las *anteras*.
- *Estadio 2. Botón maduro*. En él se pueden distinguir dos fases:
 - Botón cerrado* (figura 4.4.42). Botones todavía sin orificio en los que la longitud de los *pétalos* es aproximadamente el doble de la longitud de los *sépalos*. Los *pétalos* son de color blanco con líneas azules. La dehiscencia ha comenzado en las cinco *anteras*.
 - Botón abierto* (figura 4.4.43). Se inicia la antesis mediante la formación de un orificio en el botón floral, que continúa abriéndose hasta que se hacen visibles los estambres pero los lóbulos de la *corola* aún no se han desplegado. Durante esta etapa se completa la dehiscencia de las *anteras*.
- *Estadio 3. Flor joven: fase masculina de la flor*. Ha tenido lugar la antesis y la *corola*, muy turgente, se encuentra con los lóbulos desplegados (figura



Figura 4.4.43. *E. decaisnei*. Estadío fenológico 2.b: botón maduro abierto. A-C: antésis. A1-4: vista frontal de la flor; B1-4: vista lateral; C1-4: disecciones longitudinales en vista lateral; D1. anteras en etapa temprana de dehiscencia; D2. anteras completamente dehiscentes.

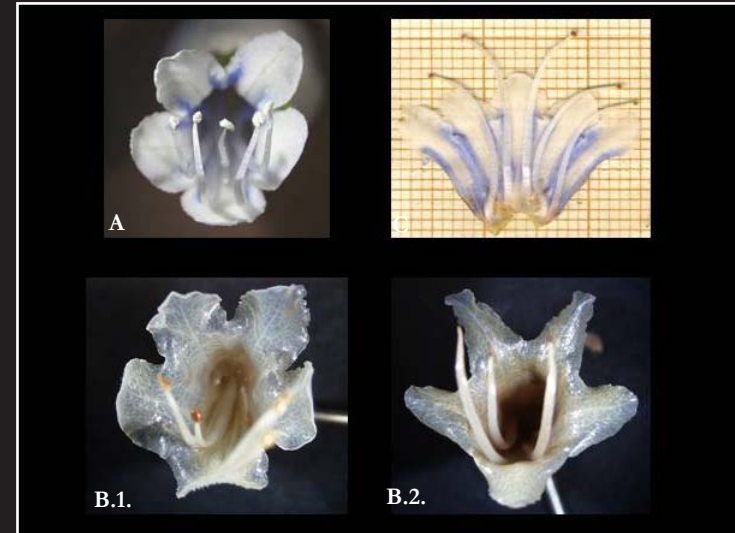


Figura 4.4.44. *E. decaisnei*. Estadío fenológico 3: flor joven- fase masculina de la flor. A: vista frontal de una flor fresca; B: vista frontal en flores fijadas en F.A.A.; B.1. el lóbulo impar se dispone en línea con su pétalo; B.2. el lóbulo impar se dispone desplegado hacia fuera; C: disección longitudinal de la flor (scan).

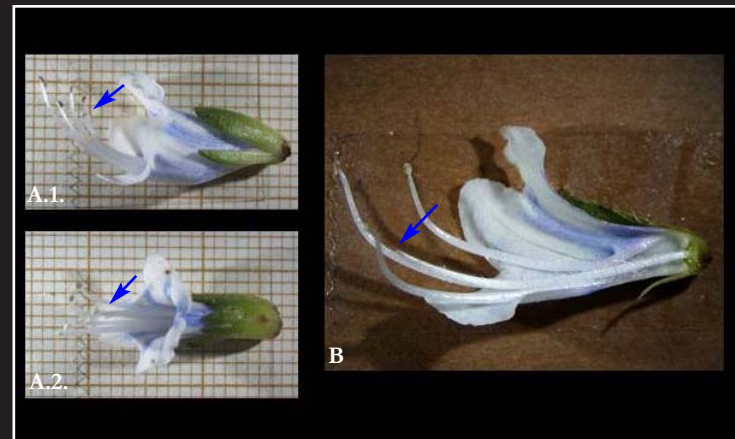


Figura 4.4.45. *E. decaisnei*. Estadío fenológico 3: flor joven- fase masculina de la flor. A: flor entera; A.1.: vista lateral; A.2.: vista abaxial; B: disección longitudinal de la flor, vista lateral. Las flechas señalan la posición del estigma.

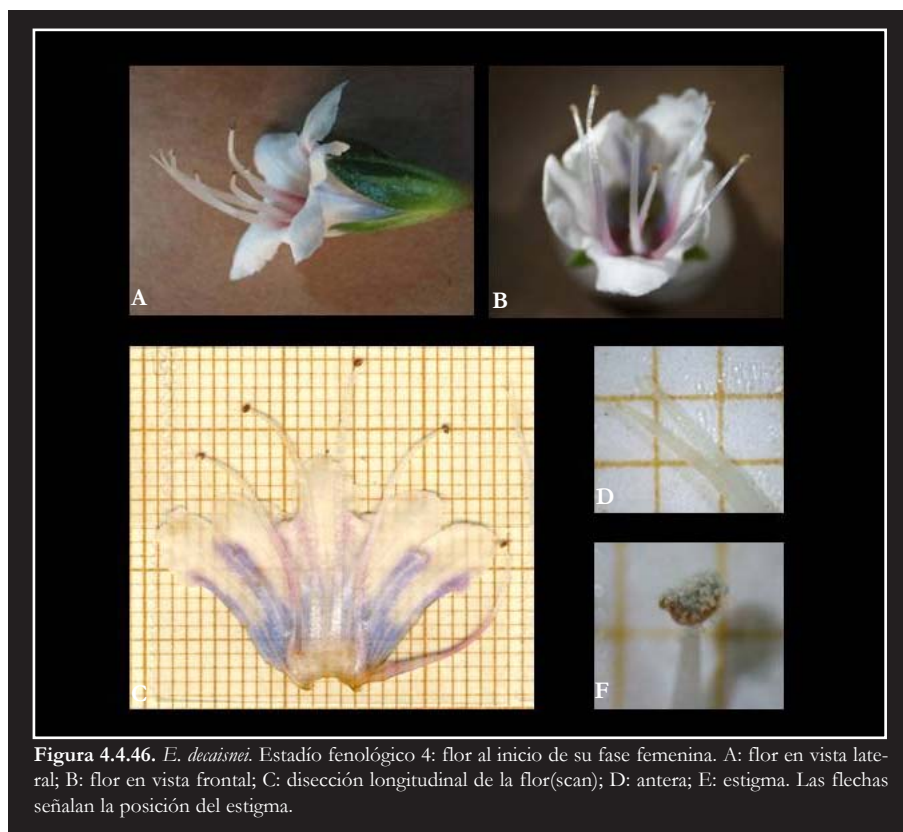


Figura 4.446. *E. decaisnei*. Estadio fenológico 4: flor al inicio de su fase femenina. A: flor en vista lateral; B: flor en vista frontal; C: disección longitudinal de la flor(scan); D: antera; E: estigma. Las flechas señalan la posición del estigma.

4.4.44): los lóbulos gemelos y laterales siempre hacia fuera mientras que el impar puede disponerse así o en línea recta con su pétalo (figura 4.4.44B). Su color es blanco con líneas azules (figuras 4.4.44 A y C, y 4.4.45). Las *anteras*, que acaban de finalizar su dehiscencia, están repletas de polen y tienen un aspecto globoso (figura 4.4.44 A). El color del polen les da un aspecto gris metálico, algo azulado (figura 4.4.48 A1). Al término de este estadio presentan cantidades variables de polen: las anteras 1 a 4, que son las que se vacían más rápidamente, pueden conservar algo de polen o no. Sin embargo, la antera 5 suele conservar casi todo su contenido. Los cinco estambres son blancos y están exertos (figura 4.4.44 A y C, y 4.4.45). En el punto de salida del tubo de la corola se disponen juntos y en paralelo sobre el lóbulo impar, curvándose ligeramente en su zona distal hacia los lóbulos gemelos (figura 4.4.45). En algunas ocasiones los estambres 1 a 4 comienzan a curvarse lateralmente. El *estilo* es de color blanco y sufre una elongación progresiva de forma que los estigmas, inicialmente incluidos en la corola, se sitúan cerca del punto de curvatura de los estambres 1 y 4 (figura 4.4.45). Se dispone de forma recta en el punto de salida del tubo de la corola, sobre el lóbulo impar y rodeado estrechamente por los filamentos estaminales (figura 4.4.45B). En su zona distal se mantiene recto o ligeramente curvado hacia los lóbulos gemelos. Las *ramas estigmáticas* se encuentran generalmente unidas (figura 4.4.48B1) y a veces comienzan a separarse. Los *estigmas* no están receptivos y sus papilas se disponen estrechamente imbricadas (figuras 4.4.48 C1, D1 y E1).

Las flores en este estadio tienen una gran cantidad de néctar 18,71 μ l (DT \pm 10,95), con una concentración de azúcares en torno al 13,86 % (DT \pm 2,87).

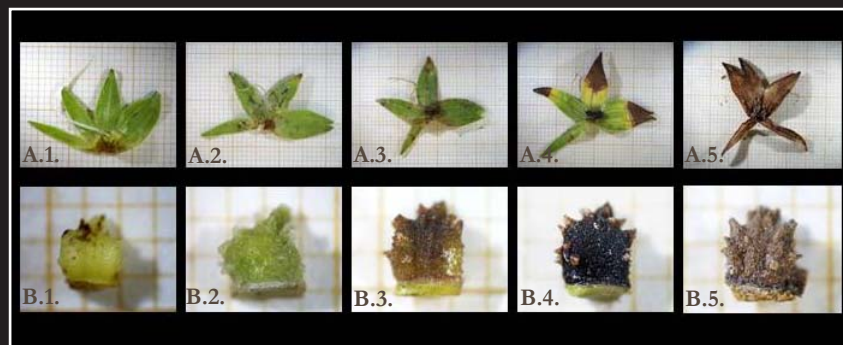
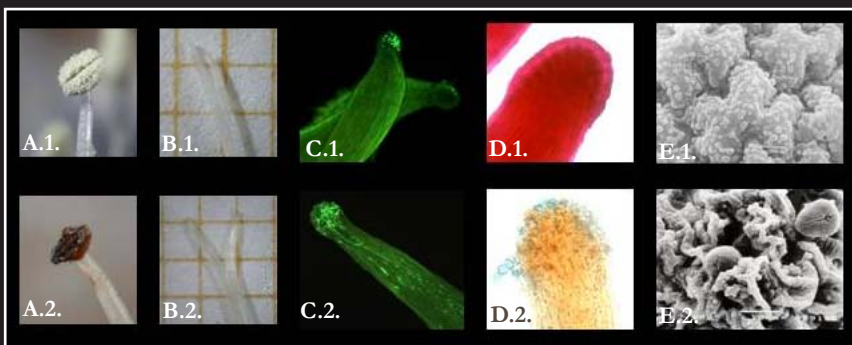
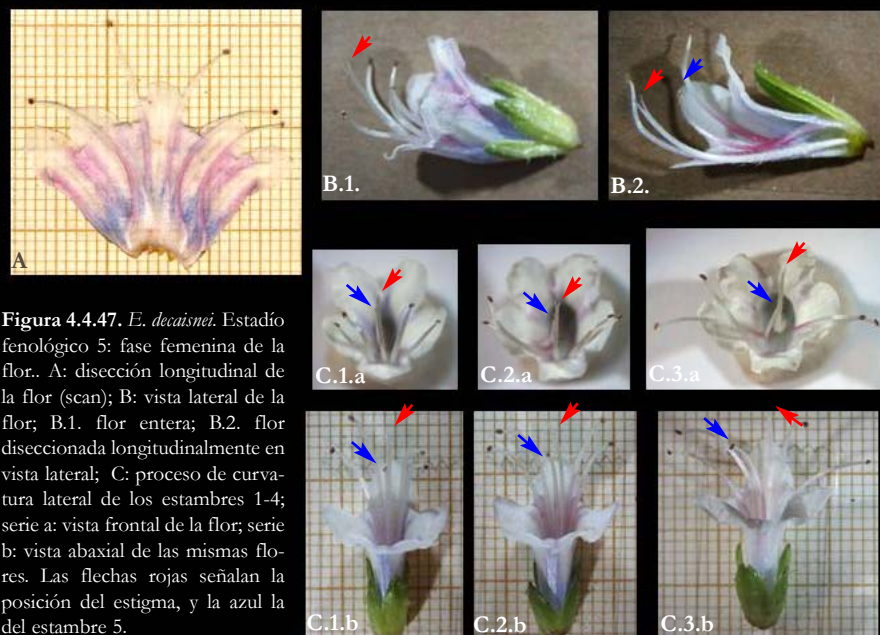
- *Estadio 4. Flor al inicio de su fase femenina.* La corola mantiene el aspecto turgente y aparecen matices rosados en la zona de las escotaduras (figuras

4.4.46 A-C). Aunque muchas *anteras* están vacías, la mayoría, sobre todo la del estambre 5, todavía conservan algo de polen (figura 4.4.46 D). Los *filamentos estaminales* se tiñen suavemente de rosa en los dos tercios basales de su longitud (figuras 4.4.46 B-C). Los estambres 1 a 4 aumentan su grado de curvatura distal hacia los lóbulos gemelos y comienzan a girarse lateralmente hacia el exterior de la corola, primero el par 2-3 y poco después el 1-4. El estambre 5 se mantiene en una posición central en la luz de la corola, curvándose un poco hacia los lóbulos gemelos (figura 4.4.46 B). El *estilo* continúa creciendo mientras su extremo se va curvando hacia los lóbulos gemelos (figura 4.4.46 B). Las ramas estigmáticas se encuentran separadas. El *estigma* se sitúa a una altura similar al punto de curvatura más distal de los estambres 1 y 4 (figuras 4.4.46 A y B).

- *Estadio 5. Flor madura. Fase femenina de la flor.* La *corola* suele presentar un aspecto fresco pero no turgente (figura 4.4.47 A), en ocasiones con signos de marchitez. Los lóbulos gemelos y laterales, que normalmente siguen desplegados, a veces se giran hacia el interior. El color es rosa en las escotaduras y normalmente azul en la base, en la zona central ambos se mezclan ofreciendo un color lila (figura 4.4.47 B). Las *anteras* están vacías (figura 4.4.48 A2), a excepción de la del estambre 5 que en ocasiones conserva algo de polen. Los *filamentos estaminales* adquieren matices de color rosa intenso o púrpura en los dos tercios basales de su longitud (figuras 4.4.47 A2 y B). Los estambres 1 a 4 continúan su desplazamiento lateral, mientras que el quinto normalmente permanece en su posición central (figura 4.4.47 C). El *estilo* ha alcanzado su máxima longitud, más allá del punto de curvatura más distal de cualquiera de los estambres, y está muy curvado hacia los lóbulos gemelos (figuras 4.4.47 C). Las *ramas estigmáticas* se encuentran muy separadas (figura 4.4.48 B2). El *estigma* se encuentra receptivo, las papilas se disponen separadas, dejando huecos por donde el polen puede penetrar (figuras 4.4.48 C2, D2 y E2).

En esta fase las flores tienen una cantidad de néctar muy inferior a la del estadio 3 (4,03 μ l, DT \pm 8,65), pero con una concentración de azúcares similar (14,02 %, DT \pm 5).

- *Estadio 6. Marchitez* (figura 4.4.49). La *corola* pierde su frescura, pero permanece durante algún tiempo unida al cáliz antes de desprenderse y caer. El *estilo* permanece turgente.
- *Estadio 7. Formación del fruto* (figura 4.4.50). El *estilo* se seca y el cáliz se elonga. Las *semillas* comienzan a desarrollarse: primeramente son de color verde y poco a poco se van oscureciendo hasta hacerse primeramente negras y frescas, con el cáliz aún verde, y finalmente marrones y secas. El cáliz se seca y se desprende. Normalmente las semillas permanecen firmemente unidas a él.



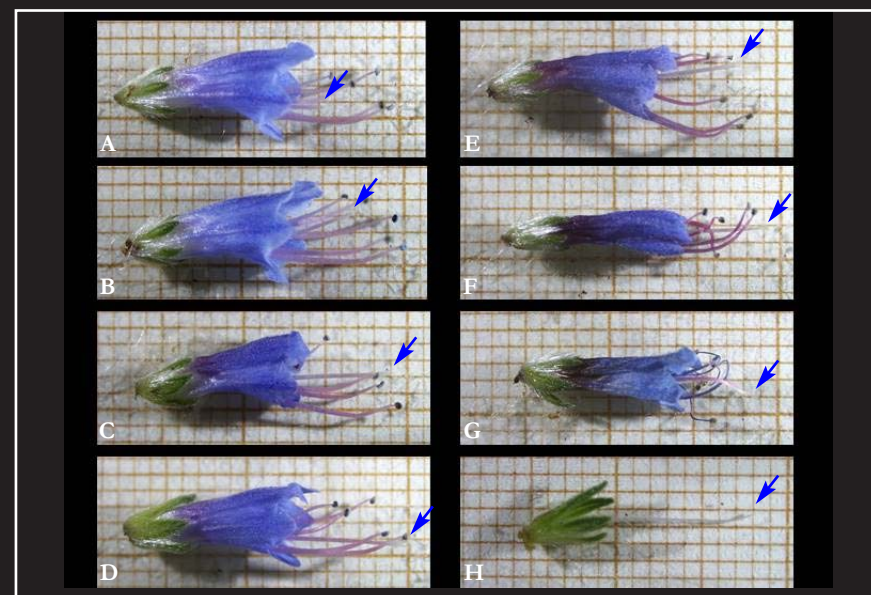
E. callithyrsum

Esta descripción corresponde a la de un individuo de color azul ciano, que son los más frecuentes en la naturaleza (ver Capítulo 5, apartado 5.4.3.2.).

- *Estadio 0. Yema* (figuras 4.4.51 A-B). El *cáliz* se ha abierto, dejando ver el ápice y los lados de la corola. Los *pétalos* tienen una longitud menor o igual que los *sépalos*. Las cinco *anteras* presentan línea de dehiscencia. El color de los pétalos comienza siendo blanco-verdoso y normalmente termina siendo fucsia o violeta.
- *Estadio 1. Botón joven* (figura 4.4.51 C). La longitud de los *pétalos* sobrepasa la de los *sépalos* y la supera hasta casi el doble. En esta fase comienza la dehiscencia de las *anteras*. El color de los pétalos es fucsia o violeta intenso.
- *Estadio 2: Botón*. Se pueden distinguir dos fases :

Botón cerrado (figura 4.4.51 D-F). Botones sin orificio en los que la longitud de los *pétalos* es superior al doble de la longitud de los *sépalos*. La dehiscencia ha comenzado en las cinco *anteras*. A lo largo de este estadio el color de los pétalos cambia progresivamente hacia el color que tendrá la flor en sus primeras etapas de madurez.

Botón abierto (figura 4.4.51 G). Se inicia la antesis con la formación de un orificio central en la *corola*, que continúa hasta que se hacen visibles los estambres pero aún no se han desplegado los lóbulos de los pétalos. Durante esta etapa se completa la dehiscencia de las *anteras*.



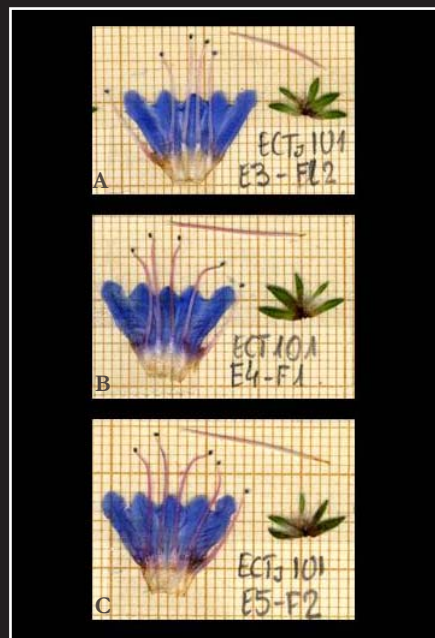
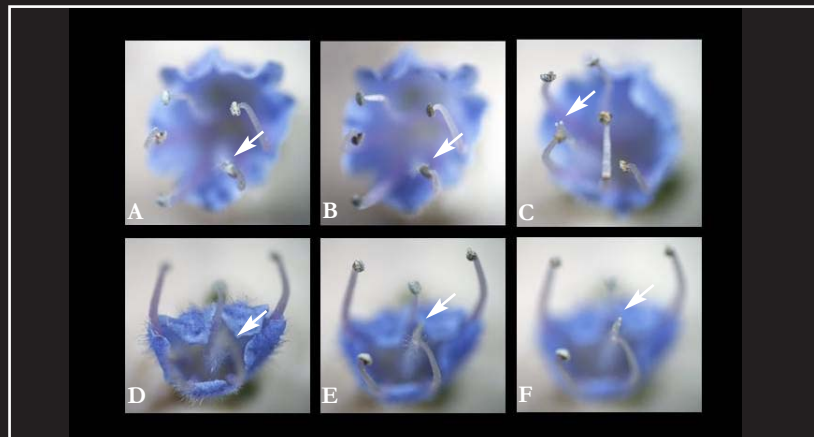


Figura 4.4.54. *E. callithyrsum*. Estadios fenológicos 3- 5. A: estadio 3; B: estadio 4; C: estadio 5. Flores diseccionadas longitudinalmente (scan).

- *Estadio 3 Flor joven: fase masculina de la flor* (figuras 4.4.52 A-B, 4.4.53 A-C y 4.4.54 A). Ha tenido lugar la antesis y la *corola*, muy turgente, se encuentra con los lóbulos desplegados. Las *anteras*, que acaban de finalizar su dehiscencia, están repletas de polen y presentan un aspecto globoso y color azul. Los *lóbulos* gemelos se suelen disponer en línea recta con sus pétalos, aunque a veces pueden estar levantados y otras ligeramente caídos hacia la luz de la corola, mientras que los lóbulos laterales y el impar normalmente se encuentran extendidos hacia fuera o, en menor medida, en línea con sus pétalos. El color de la región hemisintapétala puede ser, según los individuos, blanco o rosado. Los *estambres*, exertos, están situados paralelamente y en línea recta desde su punto de inserción. Los filamentos 1 a 4 se disponen junto al pétalo más próximo y el quinto en la zona central de la corola, y todos ellos se curvan en el extremo hacia los lóbulos gemelos (de forma muy ligera en el caso del par 1-4). El color de los filamentos, que suele distribuirse uniformemente por toda su longitud, varía según los individuos desde el blanco hasta el intensamente rosado. Las *anteras* al término de este estadio presentan cantidades variables de polen: normalmente la segunda y la tercera se vacían más rápidamente, luego la primera y la cuarta, mientras que la quinta suele conservar gran parte de su contenido. El *estilo*, que se dispone recto en el centro de la corola, experimenta un crecimiento progresivo: al principio de este estadio los estigmas se encuentran incluidos en la corola y al final pueden alcanzar o incluso superar el punto de curvatura del quinto estambre. Su color varía desde el blanco hasta el intensamente rosado, según los individuos, y normalmente no cambia hasta la marchitez de la flor. Las *ramas estigmáticas* son de color blanco y normalmente permanecen unidas o comenzando a separarse.
- *Estadio 4. Flor al inicio de la fase femenina* (figuras 4.4.52 C-D, 4.4.53 B-C y 4.4.54 B). La *corola* suele mantener un aspecto fresco, a veces aún turgente.

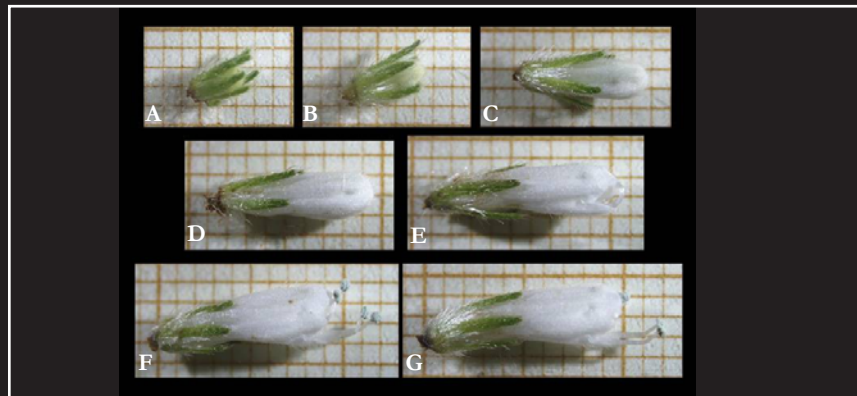
te. En la región de inserción de los estambres (hemisintapétala) pueden aparecer matices rosados o intensificarse los ya existentes. Todos los lóbulos se encuentran alineados con sus pétalos, aunque los gemelos también pueden estar caídos sobre la luz de la corola. La disposición de los *estambres* es similar a la del estadio 3, si bien los del par 2-3 suelen girarse algo más hacia los lóbulos gemelos. El color de los filamentos se intensifica. Las *anteras* presentan cantidades variables de polen pero suelen encontrarse bastante vacías, la quinta un poco menos que las demás. El *estilo* sigue creciendo, en ocasiones su extremo se gira ligeramente hacia los lóbulos gemelos.

- *Estadio 5. Flor madura. Fase femenina de la flor* (figuras 4.4.52 E-F, 4.4.53 D-F y 4.4.54 C). La *corola* pierde su frescura y puede presentar síntomas de marchitez, comienza a secarse y los lóbulos se van cerrando sobre la luz del tubo. El color rosado de la región hemisintapétala puede intensificarse hasta tonalidades púrpuras. La disposición de los estambres no varía demasiado al principio, pero a medida que se deshidratan se van girando hacia la luz de la corola. Según los individuos, su color puede aumentar en intensidad hasta hacerse púrpura. Las *anteras* suelen estar prácticamente vacías. El *estilo* ha alcanzado su máxima longitud y el *estigma* se dispone en una posición central o abaxial, a una altura aproximadamente igual o superior al punto distal de curvatura de los estambres. Las ramas estigmáticas suelen estar un poco separadas.
- *Estadio 6. Marchitez* (figura 4.4.52 G). La *corola* pierde su frescura, pero suele permanecer sobre el cáliz durante algún tiempo antes de desprenderse. El *estilo* permanece turgente.
- *Estadio 7. Formación del fruto* (fig. 4.4.52 H). El *estilo* se seca y el cáliz se elonga ligeramente. Las *semillas* comienzan a desarrollarse: primeramente son de color verde y poco a poco se van oscureciendo hasta hacerse prime-

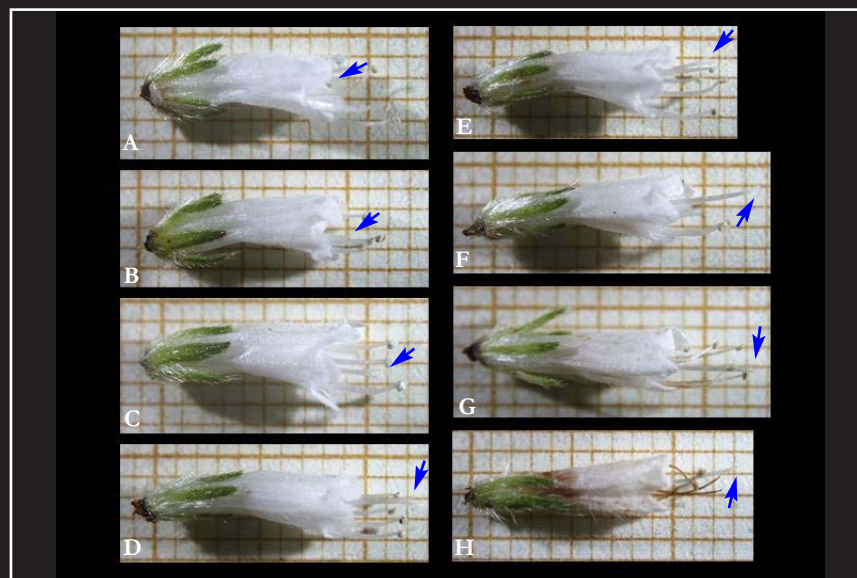
ramente negras y frescas, con el cáliz aún verde, y finalmente marrones y secas. El *cáliz* se seca y se desprende. Normalmente las semillas permanecen firmemente unidas a él.

E. onosmifolium

- *Estadio 0. Yema joven* (figuras 4.4.55 A y B). El *cáliz* se ha abierto, dejando ver el ápice y los lados de la corola. Los pétalos tienen una longitud menor o igual que los sépalos. Las cinco *anteras* presentan línea de dehiscencia.
- *Estadio 1. Botón joven* (figura 4.4.55 C). La longitud de los *pétalos* sobrepasa la de los sépalos y la supera hasta casi el doble. En esta fase comienza la dehiscencia de las *anteras*.
- *Estadio 2. Botón*. Se pueden distinguir dos fases:
 - Botón cerrado* (figura 4.4.55 D). Botones sin orificio en los que la longitud de los *pétalos* es superior al doble de la longitud de los sépalos. La dehiscencia ha comenzado en las cinco *anteras*.
 - Botón abierto* (figura 4.4.55 E-G). Se inicia la antesis con la formación de un orificio central en la *corola*, que continúa hasta que se hacen visibles los estambres pero aún no se han desplegado los lóbulos de los pétalos. Durante esta etapa se completa la dehiscencia de las *anteras*.
- *Estadio 3. Flor joven: antesis. Fase masculina de la flor* (figuras 4.4.56 A-C y 4.4.57 A). Ha tenido lugar la antesis y la *corola*, muy turgente, se encuentra con los lóbulos desplegados. Las *anteras*, que acaban de finalizar su dehiscencia, están repletas de polen y presentan un aspecto globoso de



Figuras 4.4.56. *E. onosmifolium*. Estadios fenológicos 3- 6. A-C: estadio 3; D-E: estadio 4; F: estadio 4-5; G: estadio 5; H: estadio 6. Las flechas señalan la posición del estigma. Flores en vista lateral.



Figuras 4.4.56. *E. onosmifolium*. Estadios fenológicos 3- 6. A-C: estadio 3; D-E: estadio 4; F: estadio 4-5; G: estadio 5; H: estadio 6. Las flechas señalan la posición del estigma. Flores en vista lateral.

color gris metálico, algo azulado. Los lóbulos gemelos se suelen disponer en línea recta con sus pétalos, aunque unas veces están levantados y otras ligeramente caídos hacia la luz de la corola, mientras que los lóbulos laterales y el impar normalmente se encuentran en línea recta con sus pétalos. Los *estambres* 1 a 4, exertos, están situados paralelamente en línea recta desde su punto de inserción, junto al pétalo más próximo. Los estambres 2 y 3 siempre se curvan ligeramente en el extremo hacia los lóbulos gemelos, mientras que el par 1-4 sólo a veces y de forma muy ligera. El quinto estambre se dispone en la zona central de la corola curvándose en el extremo hasta situarse en la escotadura de los lóbulos gemelos, unas veces casi inserto y otras exerto. Las *anteras* al término de este estadio presentan bastante polen: normalmente la segunda y la tercera se vacían más rápidamente, mientras que la quinta suele conservar casi intacto todo su contenido. El *estilo* se dispone recto en el centro de la corola y va creciendo de manera progresiva, llegando a superar la altura de los estambres 2 y 3. Las *ramas estigmáticas* son de color blanco y normalmente permanecen unidas o, a veces, comienzan a separarse.

- *Estadio 4. Inicio de la fase femenina de la flor* (figuras 4.4.56 D-E y 4.4.57 B). Aunque la *corola* suele tener un aspecto generalmente fresco, a veces presenta unos primeros signos de marchitez. Los lóbulos laterales, que normalmente están alineados con sus pétalos, comienzan a cerrarse sobre la luz del tubo, mientras que los lóbulos gemelos suelen estar cerrados sobre ella. Las *anteras* 1 a 4 suelen encontrarse casi vacías y la quinta bastante llena. El *estilo* está en disposición central y normalmente supera la altura de los estambres 2 y 3. Durante este estadio sigue creciendo y en ocasiones su extremo se gira ligeramente hacia los lóbulos gemelos.
- *Estadio 5. Flor madura. Fase femenina de la flor* (figuras 4.4.56 E-G y 4.4.57 C). La *corola* pierde su frescura y suele presentar síntomas de marchitez. La zona basal se tiñe suavemente de color rosado, posteriormente de cane-

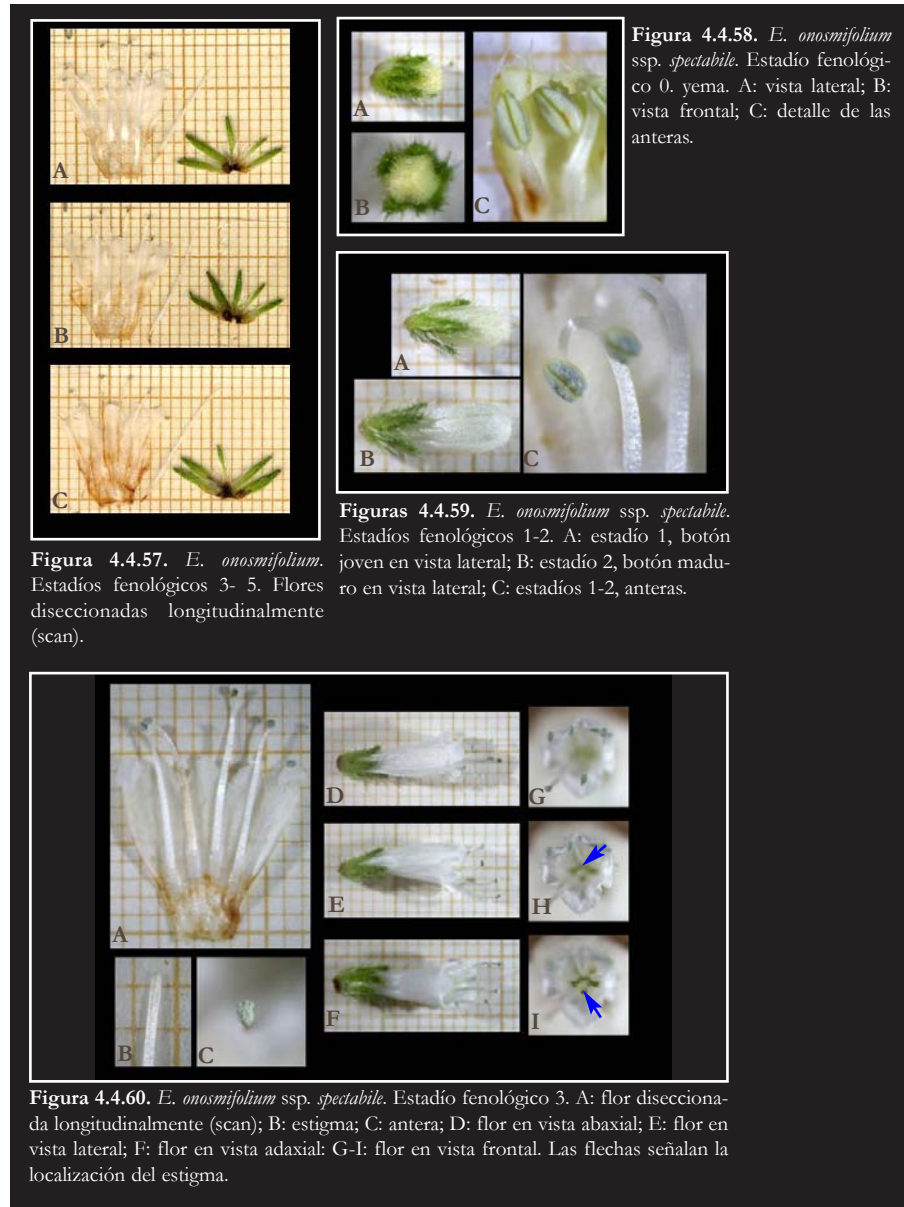
la, y los lóbulos se cierran progresivamente sobre la luz del tubo. Los *filamentos estaminales* empiezan a secarse y sus extremos, a excepción del quinto estambre que casi no varía de posición, se retuercen hacia la luz de la corola formando una maraña. Las *anteras* 1 a 4 suelen estar prácticamente vacías pero la quinta generalmente conserva algo de polen. El *estilo* ha alcanzado su máxima longitud y el *estigma* se dispone en una posición central o dorsal respecto a la corola, más allá del punto más distal de curvatura de los estambres. Las *ramas estigmáticas* suelen estar separadas o muy separadas.

- *Estadio 6. Marchitez* (figuras 4.4.56 H). La *corola*, marchita, permanece unida al cáliz durante algún tiempo antes de desprenderse. El *estilo* permanece turgente.
- *Estadio 7. Formación del fruto*. El *estilo* se seca y el *cáliz* se elonga. Las *semillas* comienzan a desarrollarse: primeramente son de color verde y poco a poco se van oscureciendo hasta hacerse primeramente negras y frescas, con el cáliz aún verde, y finalmente marrones y secas. El cáliz se seca y se desprende. Normalmente las semillas permanecen firmemente unidas a él.

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

Su fenología es muy similar a la especie anterior.

- *Estadio 0. Yema joven* (figura 4.4.58). El *cáliz* se ha abierto, dejando ver la corola. Los *pétalos* tienen una longitud menor o igual que la de los sépalos. Las cinco *anteras* presentan línea de dehiscencia.



- *Estadio 1. Botón joven* (figura 4.4.59 A y C). La longitud de los *pétalos* sobrepasa la de los *sépalos* y la supera hasta casi el doble. En esta fase comienza la dehiscencia de las *anteras*.

- *Estadio 2. Botón* (figuras 4.4.59 B-C). Se pueden distinguir dos fases:

Botón cerrado. Botones sin orificio con la longitud de los *pétalos* superior al doble de la de los *sépalos*. La dehiscencia ha comenzado en las cinco *anteras*

Botón abierto. Se inicia la antesis con la formación de un orificio central en la *corola*, que continúa hasta que se hacen visibles los estambres pero aún no se han desplegado los lóbulos de los *pétalos*. Durante esta etapa se completa la dehiscencia de las *anteras*.

- *Estadio 3. Flor joven: antesis. Fase masculina de la flor* (figura 4.4.60). Ha tenido lugar la antesis y la *corola*, muy turgente, se encuentra con los lóbulos desplegados. Las *anteras*, que acaban de finalizar su dehiscencia, están repletas de polen y presentan un aspecto globoso y color gris metálico, algo azulado. Los lóbulos gemelos se suelen disponer en línea recta con sus *pétalos* aunque con frecuencia pueden estar ligeramente caídos hacia la luz de la *corola* u ocasionalmente levantados, mientras que los lóbulos laterales y el impar normalmente se encuentran en línea recta con sus *pétalos*. Los *estambres* 1 a 4 están exsertos y se disponen paralelamente y en línea recta desde su punto de inserción, junto al *pétalo* más próximo. Los *estambres* 2 y 3 siempre se curvan ligeramente en el extremo hacia los lóbulos gemelos, mientras que el 1 y 4 sólo lo hace a veces y de forma muy ligera. El quinto estambre se dispone en la zona central de la *corola* curvándose en el extremo hasta situarse en la escotadura de los lóbulos gemelos, unas veces inserto y otras apenas exerto. Las *anteras* al término de este estadio presentan cantidades variables de polen: normal-

mente la segunda y la tercera se vacían más rápidamente, mientras que la quinta suele conservar casi intacto todo su contenido. El *estilo*, que se dispone recto en el centro de la *corola*, experimenta un crecimiento progresivo: al principio los estigmas están incluidos en la *corola* y finalmente alcanzan o incluso superan la altura del quinto estambre. Las *ramas estigmáticas*, de color blanco, normalmente permanecen separadas o, a veces, muy separadas.

- *Estadio 4. Inicio de la fase femenina de la flor* (figura 4.4.61). Aunque la *corola* suele tener un aspecto fresco, a veces presenta unos primeros signos de sequedad. Los lóbulos gemelos suelen estar cerrados sobre la luz del tubo. Las *anteras* 1 a 4 suelen encontrarse prácticamente vacías y la quinta casi repleta. El *estilo*, que mantiene su disposición central, normalmente se sitúa en las proximidades del punto de curvatura más distal de los estambres, sigue creciendo y en ocasiones su extremo se gira ligeramente hacia los lóbulos gemelos. Las *ramas estigmáticas* se encuentran separadas.

- *Estadio 5. Flor madura. Fase femenina de la flor* (figura 4.4.62). La *corola* comienza a secarse y presenta los síntomas de marchitez. La zona basal se tiñe suavemente de color canela y los lóbulos comienzan a cerrarse sobre la luz del tubo. Los *filamentos estaminales* se van secando y sus extremos, a excepción del quinto estambre que casi no varía de posición, se retuercen hacia la luz de la *corola* formando una maraña. Las *anteras* 1 a 4 suelen estar prácticamente vacías pero la quinta antera normalmente conserva bastante polen. El *estilo* ha alcanzado su máxima longitud y el *estigma* se dispone en una posición central o abaxial, a una altura próxima o superior al punto distal de curvatura de los estambres. Las *ramas estigmáticas* suelen estar muy separadas.

- Estadio 6. Marchitez* (figura 4.4.63). La *corola*, ya marchita, permanece unida al cáliz durante un tiempo antes de desprenderse. El *estilo* permanece turgente.
- *Estadio 7. Formación del fruto* (figura 4.4.64). El *estilo* se seca y el *cáliz* se elonga. Las *semillas* comienzan a desarrollarse: primeramente son de color verde y poco a poco se van oscureciendo hasta hacerse primeramente negras y frescas, con el cáliz aún verde, y finalmente marrones y secas. El cáliz se seca y se desprende. Normalmente las semillas permanecen firmemente unidas a él.

4.4.4. DESCRIPCIÓN DE LOS PATRONES DE COLOR DE LA FLOR

Como acabamos de ver en el apartado anterior, cada taxon se caracteriza por un patrón de cromatismo floral, que puede evolucionar con el desarrollo de la flor. A partir de ahora denominaremos con el nombre de *heterocromía fenológica* a los cambios de color que tienen lugar durante el desarrollo de la flor.

El color floral es un carácter muy homogéneo entre las flores de un mismo individuo, pero más o menos variable entre individuos de un mismo taxon (ver más adelante). No obstante, se han observado variaciones cromáticas de carácter puntual entre las flores de un mismo individuo, que parecen responder a condiciones del entorno local. Por ejemplo, las flores sometidas a una intensa insolación suelen presentar una intensidad cromática mucho menor que las flores situadas a la sombra.

A continuación se procede a realizar una descripción general de la variabilidad del color floral en los táxones estudiados. La incidencia de dichas formas en las poblaciones naturales se tratará en el Capítulo 5.

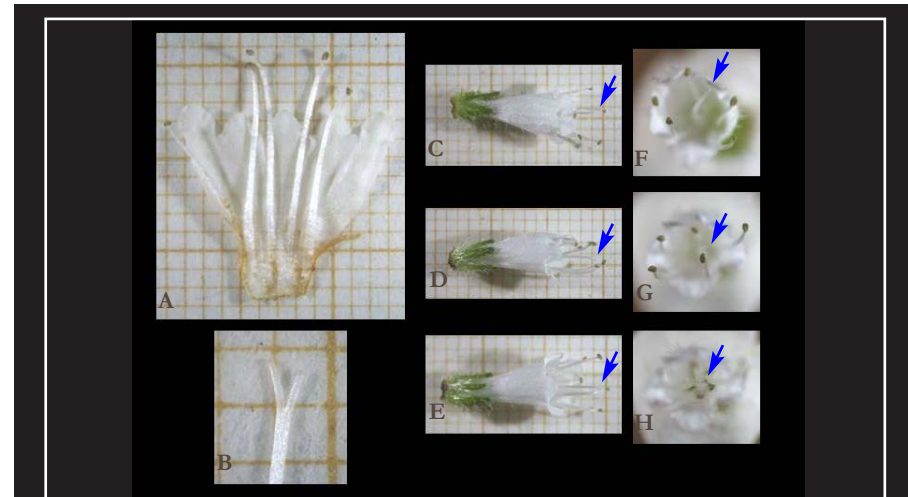


Figura 4.4.61. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estadio fenológico 4. A: flor diseccionada longitudinalmente (scan); B: estigma; C: flor en vista abaxial; D: flor en vista lateral; E: flor en vista adaxial; F-H: flor en vista frontal. Las flechas señalan la localización del estigma.

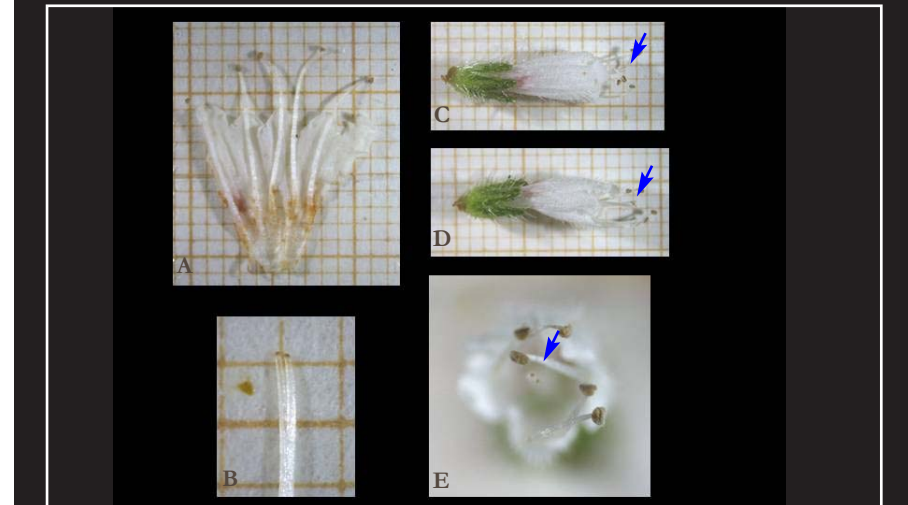


Figura 4.4.62. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estadio fenológico 5. A: flor diseccionada longitudinalmente (scan); B: estigma; C: flor en vista abaxial; D: flor en vista lateral; E: flor en vista frontal. Las flechas señalan la localización del estigma.

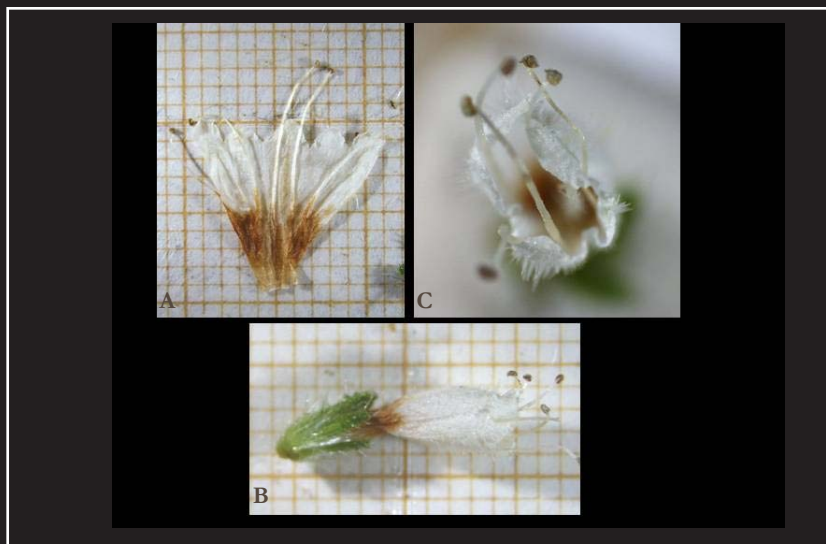


Figura 4.4.63. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estadio fenológico 6. A: flor diseccionada longitudinalmente (scan); B: estigma; B: flor en vista lateral; C: flor en vista frontal. Las flechas señalan la localización del estigma.

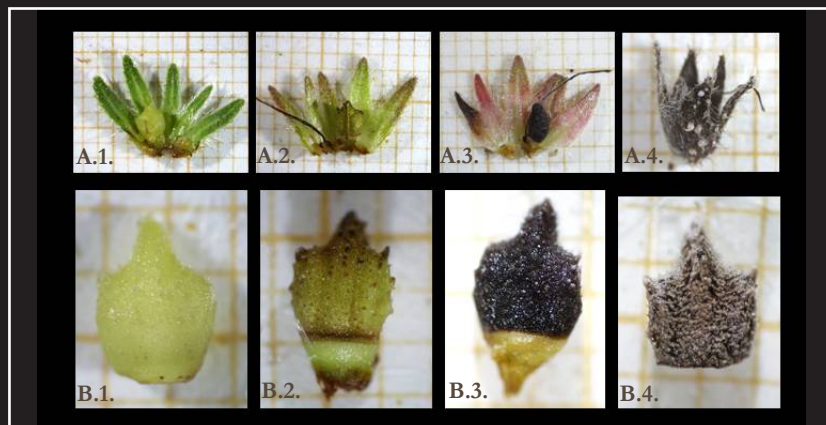


Figura 4.4.64. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estadio fenológico 7. Formación del fruto. Desarrollo de la fructificación. Serie A: aspecto general del fruto; serie B: detalle de las semillas. Obsérvese la no-acrecencia del cáliz mediante su comparación con el papel milimetrado de fondo.

Patrones de color en la corola

Los patrones de distribución del color en la corola son coincidentes con las regiones que se definen en ella cuando, sobre la base de su desarrollo ontogénico, se la considera como una forma conjunta de organización de los pétalos y los estambres (ver apdo. 4.3.1.) (figuras 4.3.5 y 4.3.6). Así:

- en la *región basal* de la corola u *holosintapétala* el color es invariablemente blanco.
- en la *región de inserción de los estambres* o *hemisintapétala* el color puede variar, según los táxones, entre individuos y/o a lo largo del desarrollo de la flor, en una gama que va del blanco al púrpura.
- en la *región superior* de la corola o *apostapétala* es donde aparece la mayor diversidad de colores. Estos se distribuyen según una serie de patrones que son característicos para cada taxon y que pueden varían entre individuos, pero generalmente no dentro de ellos. En el grupo de táxones estudiados, el color de esta región de la corola puede ser blanco o abarcar toda una gama desde el rosa (PANTONE 210 U suave) hasta el azul genciana (considerado este como PANTONE Reflex blue U), incluyendo un conjunto intermedio de fucsias (PANTONE 210 intenso), lilas (PANTONE 250U/ 256U) y diversos azules (principalmente azul ciano - PANTONE 279U intenso- y azul genciana -PANTONE REFLEX BLUE U-) (ver figuras 4.4.65, 4.4.66, 4.4.71).

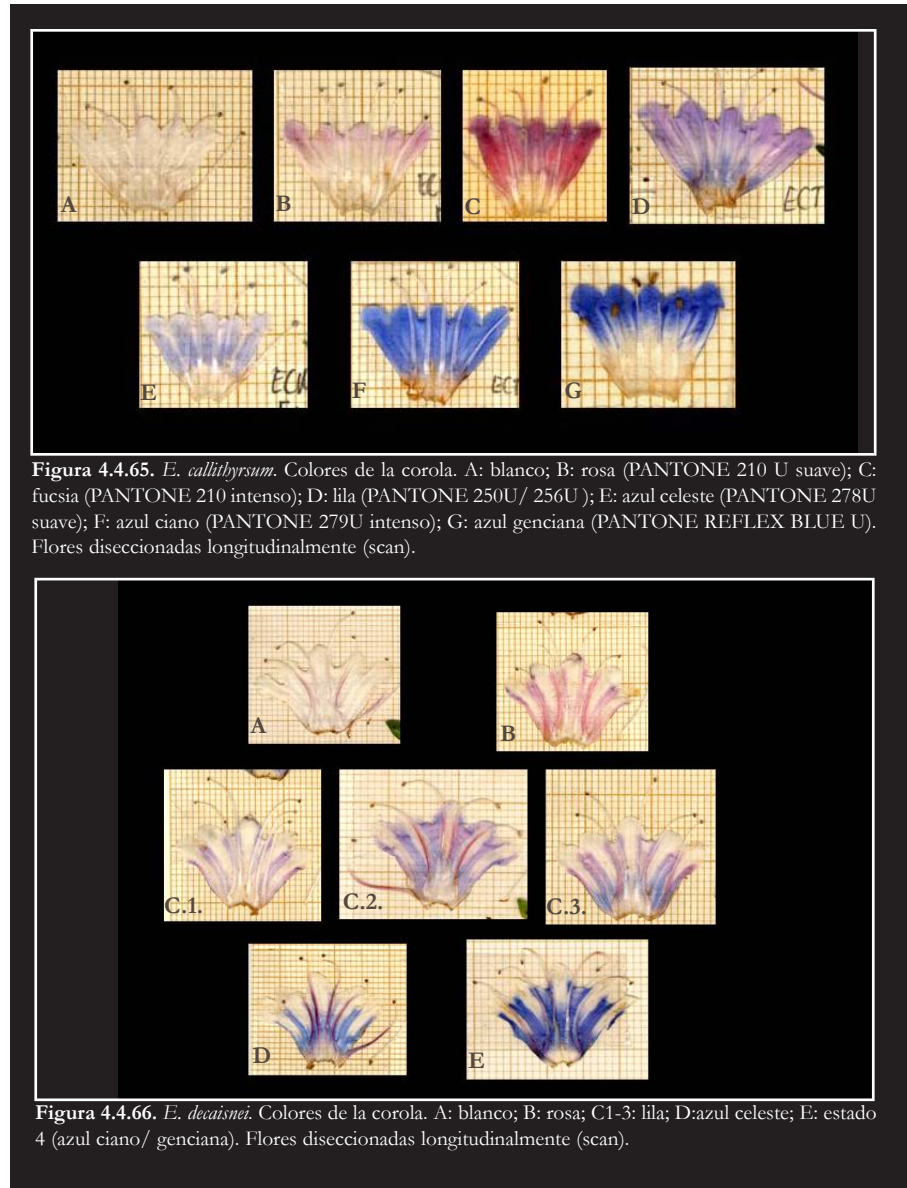
De acuerdo con nuestras observaciones, en estos táxones es posible definir seis *patrones* o *tipos* generales de distribución del color en la *región apostapétala* de la corola (figuras 4.4.67 y 4.4.68):

- *Tipo 0*: corolas completamente blancas.

- *Tipo 1*: el color se distribuye en líneas que delimitan lateralmente los pétalos y escotaduras, y que continúan hasta el punto de inserción de los estambres, donde confluyen formando una banda más o menos continua.
- *Tipo 2*: se caracteriza por presentar con color continuo de fondo que sólo se ve interrumpido en el centro de los pétalos por líneas blancas longitudinales.
- *Tipo 3*: el color es uniforme por toda la superficie.
- *Tipo 4*: el color se sitúa en la zona del interior de los pétalos, quedando delimitado lateralmente por la presencia, más o menos marcada, de líneas o estrías blancas. Dentro de este *tipo* se han observado cinco fomas principales (denominadas *a-e*, ver figuras 4.4.67 y 4.4.68). Las formas *4a* a *4c* forman una secuencia inversa al patrón de *tipo 1*.
- *Tipo 5*: las regiones centrales de los pétalos son blancas y el color se distribuye rellenando los lóbulos, desde donde baja hacia la base de la corola en forma de líneas o estrías longitudinales dispuestas en el centro y las zonas laterales de los pétalos. Se distinguen dos formas principales (denominadas *a-b*, ver figuras 4.4.67 y 4.4.68), según si la extensión del color se encuentra más o menos reducida hacia los lóbulos de la corola.

Entre estos seis tipos principales se observan innumerables formas intermedias que hemos denominado *transiciones*, aunque sin pretender con ello establecer hipótesis sobre su direccionalidad evolutiva. A continuación se describen las principales (ver figura 4.4.68):

- La *transición entre los tipos 0 y 1* se caracteriza por la aparición progresiva de bandas de color que normalmente ascienden, desde la zona de inserción



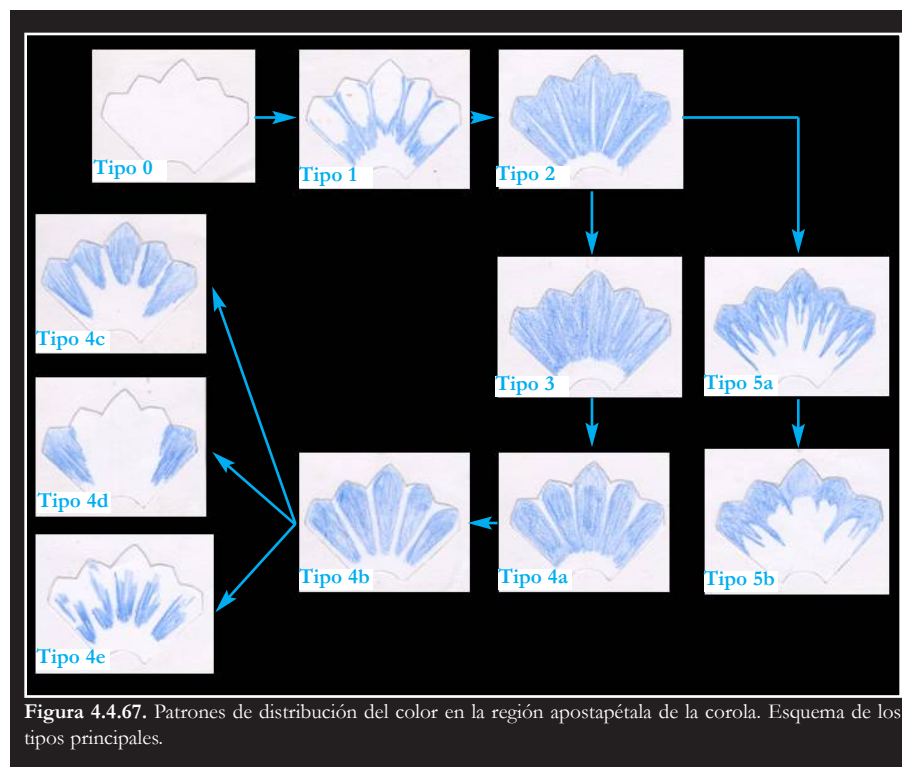


Figura 4.4.67. Patrones de distribución del color en la región apostapétala de la corola. Esquema de los tipos principales.

de los estambres hacia el borde de los lóbulos, bordeando lateralmente los pétalos.

- En la *transición entre los tipos 1 y 2* el color se expande doblemente: hacia el interior de los pétalos y hacia el ápice de los lóbulos. A partir de las líneas que bordean lateralmente los pétalos (*tipo 1*), la corola se va coloreando progresivamente hasta que sólo se observan unas líneas longitudinales de color blanco en el centro de los pétalos (*tipo 2*).
- La *transición entre los tipos 2 y 3* parece ser la continuación del proceso anterior: la expansión del color termina por hacer desaparecer las líneas que quedaban en el centro de los pétalos, y finalmente cubre de manera homogénea toda la superficie superior de la corola (*tipo 3*).
- La *transición entre los tipos 3 y 4* se caracteriza por la presencia de todo un gradiente de formas en las que el patrón de color continuo del *tipo 3* se ve interrumpido en la zona de fusión de los pétalos, donde se forman delgadas bandas longitudinales de tono más claro o blanco.
- *Transiciones dentro del tipo 4.* El *tipo 4a* es el que mantiene una mayor similitud con el *tipo 3*, pero se diferencian porque en el primero aparecen estrías blancas en la región de las escotaduras que no existen en el segundo. Estas estrías se prolongan hacia la base de la corola siguiendo las líneas de fusión de los sépalos. Cuando alcanzan la región hemisintapétala se ha considerado que la corola es de *tipo 4b*. A partir de aquí se observa una reducción progresiva del color hacia las zonas interiores de los pétalos, que puede seguir tres patrones principales: reducción del color hacia el área de los lóbulos de la corola (*tipo 4c*); reducción del color hacia el área de los lóbulos gemelos (*tipo 4d*); y reducción del color a las áreas basales de la región superior de los pétalos (*tipo 4e*).

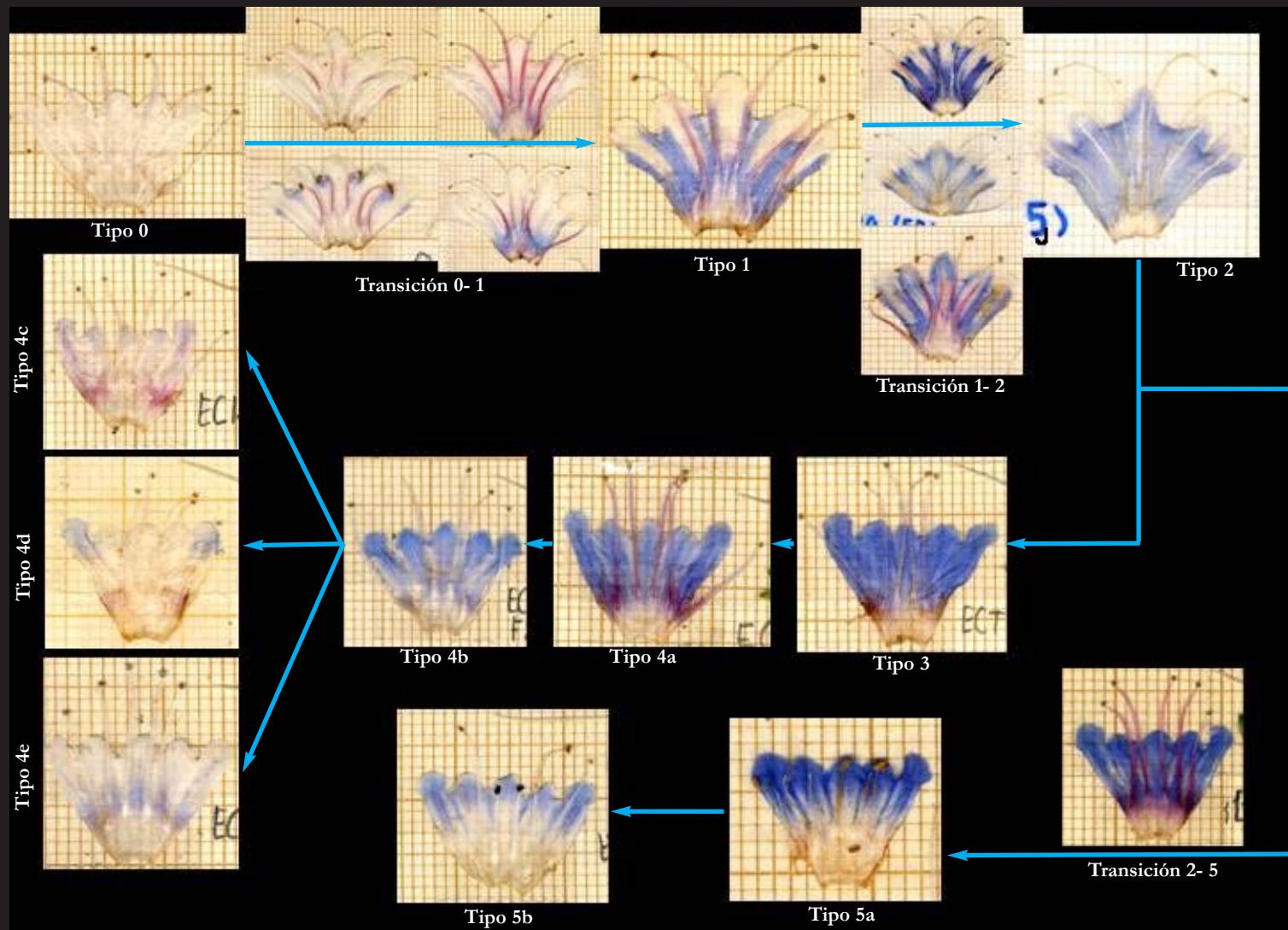


Figura 4.4.68. Patrones de distribución del color en la región apostapétala de la corola. Ejemplos de los tipos principales y de sus formas de transición. A-J: *E. decaisnei*; K-S: *E. callithyrsum*. Flores diseccionadas longitudinalmente (scan).

- *Transiciones entre los tipos 2 y 5.* Éstas suceden cuando las líneas existentes la región interior de los pétalos comienzan a ampliarse, desde la zona basal de los pétalos hacia los lóbulos (*tipo 5a*). Cuando esta expansión hace que el color se vea relegado al margen de los lóbulos, mientras que el color predominante en las zonas interiores de la corola es el blanco, entonces se considera que la corola es de *tipo 5b*. No se han encontrado formas de transición entre los *tipos 4 y 5*.

Los patrones de distribución del color en la *región superior* de la corola varían entre individuos, pero no dentro de ellos. La única excepción observada es la presencia ocasional de algunos individuos de *E. callithyrsum* en los que una misma flor evoluciona durante su desarrollo desde un patrón de tipo 3 a otro de tipo 4.

Color en el androceo y gineceo

El color del androceo depende del que presenten los filamentos estaminales y el polen. Como ya hemos señalado, el color de los filamentos varía siguiendo el mismo patrón que el resto de la región hemisintapétala de la flor. Sin embargo, estas variaciones pueden afectar en toda su longitud (p.e. *E. callithyrsum*) o sólo en parte de ella (p.e. *E. decaisnei*) (figuras 4.4.16, 4.4.17 y 4.4.18). El color del polen varía según los táxones, desde azul celeste hasta gris metálico, y su efecto cromático depende en gran medida de la carga polínica de las anteras (cuando están cargadas de polen presentan un aspecto globoso, llamativo, y a medida que se van vaciando su tamaño disminuye y se hace más visible el color marrón de sus tejidos, mucho menos llamativo -figuras 4.4.48 A1 y A2-).

En el gineceo el estilo suele ser de color blanco. En los táxones de *Virescentia* puede ser ocasionalmente rosado o, puntualmente, casi púrpura (PANTONE

210 de mayor o menor intensidad). Las ramas estigmáticas suelen ser de color blanco (figura 4.3.20).

Patrones de color según táxones

Es destacable la relación que existe entre los tipos de distribución del color en la región superior de la corola y las adscripciones taxonómicas de los individuos (ver también Capítulo 5- apartado 5.4.3.2.):

- el *tipo 0* es el patrón dominante en *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, aparece con frecuencia en *E. callithyrsum* pero es extremadamente raro en *E. decaisnei*.
- los *tipos 1 y 2* son exclusivos de *E. decaisnei*, el primero es el patrón normal y el segundo un tipo poco frecuente.
- los *tipos 3, 4 y 5* sólo aparecen en los táxones del grupo *Virescentia*. El tipo 5 es característico de *E. callithyrsum*, habiéndose observado de manera puntual en *E. onosmifolium*. Ambos táxones presentan esporádicamente patrones de *tipo 3*. El *tipo 4* aparece en los tres táxones, generalmente asociado a sus colores no- dominantes. Sólo se ha encontrado un ejemplar de *E. decaisnei* con patrón de color *tipo 5* (figura 4.4.69 G).

Echium decaisnei

La región superior de la corola (apostapétala) normalmente presenta un fondo blanco sobre el que se dibujan estrías en color azul ciano (PANTONE 279 U) siguiendo un patrón de tipo 1 u, ocasionalmente, de tipo 2 (figuras

4.4.66, 4.4.67 y 4.4.69). Durante el desarrollo de la flor suelen aparecer tonalidades rosadas en la zona de las escotaduras que, al mezclarse con las azules de los tramos más proximales, crean toda una gama de colores lilas en el tramo medio (ver apartado 4.4.3., figura 4.4.66C). En raras ocasiones se han encontrado individuos blancos (figura 4.4.66 A) o completamente rosados (figura 4.4.66 B), y sólo una vez se ha visto un individuo cuyo patrón de distribución del color era de tipo 5 (figuras 4.4.67 y 4.4.69 D y G). El color en la zona de inserción de estambres (hemisintapétala) es invariablemente blanca.

En el androceo los filamentos estaminales son de color blanco en las flores jóvenes pero en flores más maduras aparecen tonos rosados en sus dos tercios basales, que suelen intensificarse progresivamente hasta llegar a ser incluso púrpuras (figura 4.4.16). El polen es de color gris metálico, algo azulado (figura 4.4.48 A.1). El gineceo es de color blanco (figuras 4.4.45 y 4.4.47).

Echium callithyrsum

Aunque Philip Parker Webb describió originalmente esta especie como de flores azules (1867), *E. callithyrsum* se caracteriza por una marcada heterocromía floral. El error de un botánico tan certero se debe a que basó su descripción en unos ejemplares cultivados, “*Flores, quos in hujus speciei patria non vidimus, in horto constanter coeruli tubo basi albicante observantur...*” (WEBB, 1867), sin haber visitado las poblaciones naturales. Debió ser un sarcasmo de la vida pues aquellas plantas procedían de la población más rica en colores de esta especie, Tenteniguada (figuras 4.4.70 y 4.4.71).

En la región superior de la corola (apostapétala) es donde esta especie presenta su mayor diversidad cromática. En la mayoría de los individuos es azul ciano, aunque es frecuente encontrar ejemplares de otros colores (ver Capítulo

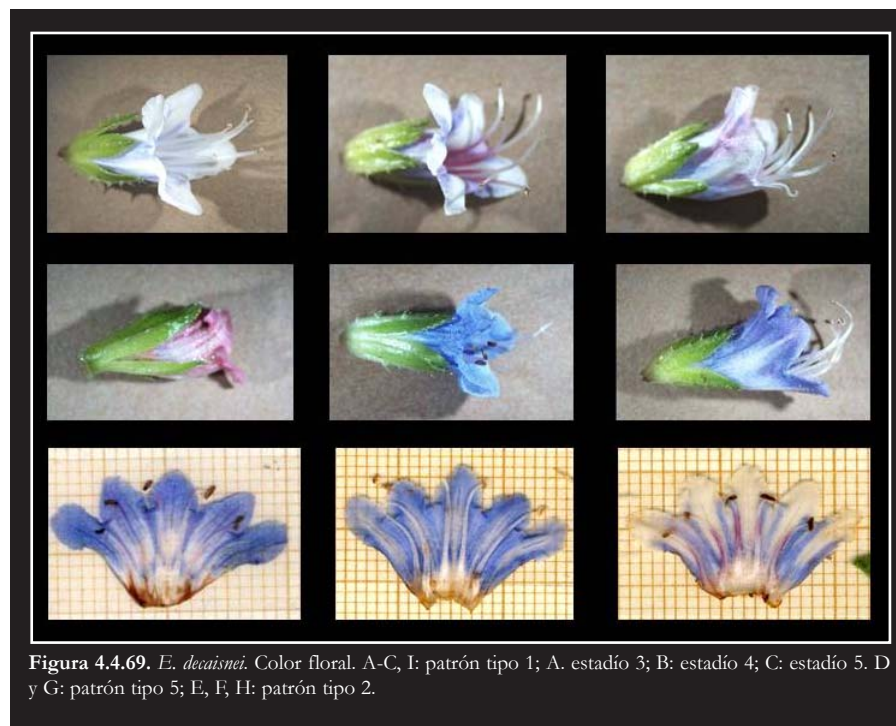


Figura 4.4.69. *E. decaisnei*. Color floral. A-C, I: patrón tipo 1; A. estadio 3; B: estadio 4; C: estadio 5. D y G: patrón tipo 5; E, F, H: patrón tipo 2.



Figura 4.4.70. *E. callithyrum*. Población natural de Tenteniguada.



Figura 4.4.71. *E. callithyrum*. Algunas variantes cromáticas encontradas en la población natural de Tenteniguada. Flores en vista abaxial (Fotografía: Ernesto Guevara Mora).

5, apartado 5.4.3.2.), principalmente blancos, pero también azul celeste, azul genciana, rosados, fucsias y lilas (figuras 4.4.65 y 4.4.71). La variabilidad del color también afecta a sus patrones de distribución: aunque el patrón predominante es el 5, se pueden encontrar todos los tipos descritos con excepción del 1 y 2 (figuras 4.4.67 y 4.4.68). La heterocromía fenológica no afecta al patrón de distribución del color en esta región de la corola, salvo en los contados casos en los que, como ya hemos dicho, se han observado cambios de un tipo 3 en flores jóvenes hasta un tipo 4 en flores más maduras.

El color en la zona de inserción de estambres (hemisintapétala) coincide con la de los filamentos estaminales. Este color puede variar según los individuos y/o el desarrollo de las flores, pudiendo encontrarse toda una gama de posibilidades: desde aquéllos individuos en los que es invariablemente blanco, hasta otros en los que es invariablemente rosado o púrpura, pasando por una mayoría de individuos en los que comienza siendo blanco y progresivamente adquiere tonalidades rosadas hasta presentar un color púrpura en la madurez de la flor (figuras 4.3.12 y 4.4.17).

En el caso de los filamentos estaminales, el color normalmente afecta de manera homogénea a toda su longitud. El polen es de color azul celeste .

En el gineceo, el estilo puede ser de color blanco a rosado (figura 4.3.20), y el color afecta de manera uniforme a toda su longitud. El tipo de color varía principalmente entre individuos, aunque en ocasiones se han observado cambios de color de tipo fenológico, que generalmente consisten en una variación gradual desde el blanco en las flores jóvenes hacia tonos más o menos intensamente rosados en las flores maduras.

Según el color floral, se pueden distinguir cuatro tipos principales de individuos en este taxon (figuras 4.4.65, 4.4.67 y 4.4.71):

- *individuos de flor blanca*. Sus flores se caracterizan porque mantienen durante toda su vida este color (correspondiente a un patrón de distribución del color tipo 1), aunque tanto la zona de inserción (hemisintapétala) como los estambres y el gineceo pueden, según los individuos, tener o adquirir con el desarrollo de la flor colores del rosado al púrpura.

- *individuos de flor rosa*. Presentan un color rosa, más o menos intenso, desde las primeras etapas de vida de la flor hasta etapas bastante maduras, en las que aparecen tonalidades azules. El patrón de distribución del color puede ser de tipo 4 ó 5, el primero es más frecuente en las flores de tono claro (rosado) y el segundo en las que tienen un color más intenso (fucsia) (ver también Capítulo 5, apartado 5.5.3.2.). Los filamentos estaminales y el estilo suelen ser también rosados desde los primeros estadios de la flor, y generalmente van intensificando su color con el tiempo.

- *individuos de flor lila*. Se caracterizan porque durante las primeras fases del desarrollo sus flores son rosadas y progresivamente van adquiriendo matices azules hasta transformarse primero en violetas y finalmente en azules. Al igual que los individuos de flor rosa el patrón de distribución del color suele ser 4 ó 5, según la intensidad del color en esta región. Tanto la región hemisintapétala de la corola como el androceo y el gineceo pueden presentar/ adquirir colores de rosado a púrpura.

- *individuos de flor azul*. Durante las fases de yema y botón joven el color suele ser fucsia, tornándose violeta en el botón y azul en la fase de apertura floral (antesis). Este es el color que mantiene la flor hasta su marchitez. El patrón de distribución es normalmente de tipo 5. Se han observado ocasionalmente cambios de color en la región de las escotaduras, concre-

tamente en algunos de individuos femeninos de la población natural del Barranco de Antona. El color en la región hemisintapétala de la corola, el androceo y el gineceo pueden tener y/o adquirir colores de rosado a púrpura.

***E. onosmifolium* (figuras 4.4.67 y 4.4.72)**

Los individuos de este taxon son generalmente de color blanco y sólo de forma ocasional se han observado algunos en los que el color de la región superior de la corola (apostapétala) es otro. En estos casos el color puede variar del rosa hasta el azul, y se distribuye según un patrón de tipo 4 si los tonos son suaves (que es lo más frecuente), o de tipo 5 si los tonos son más intensos (ver Capítulo 5, apartado 5.4.3.2.).

Tanto la zona de inserción de los estambres (hemisintapétala), como los estambres y el gineceo, son normalmente de color blanco (figura 4.4.18), aunque con cierta frecuencia se observan individuos que presentan o adquieren tonalidades de ligeramente rosadas a púrpuras.

***E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (figuras 4.4.67 y 4.4.73)**

La flor suele ser blanca en todos sus verticilos y sólo se han observado ocasionalmente individuos en los que la región superior (apostapétala) de la corola está suavemente coloreada. En estos casos el patrón de color es de tipo 4 y los colores varían del rosa hacia el azul a lo largo del ciclo de la flor.



Figura 4.4.72. *E. onosmifolium*. Variantes cromáticas en la región superior de la corola (apostapétala).

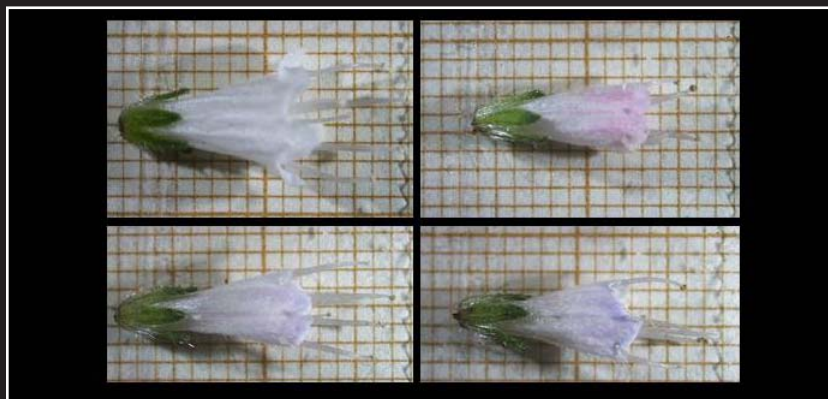


Figura 4.4.73. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Variantes cromáticas en la región superior de la corola (apostapétala).

4.4.5. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LOS TÁXONES

Los resultados, que se presentan a modo de diagrama en la figura 4.4.74, se describen a continuación:

- *E. decaisnei*. Es el que más tempranamente comienza la floración, aproximadamente a mediados de noviembre, tras las primeras lluvias más o menos abundantes. Dicha floración se puede prolongar hasta finales de abril. A finales del mes de febrero suelen producirse floraciones secundarias (una o más), que pueden prolongarse hasta comienzos de agosto. La primera de dichas floraciones normalmente afecta a casi todos los individuos de la población, no así las siguientes, que por lo general sólo tienen lugar en algunos individuos. Tanto la floración principal como las secundarias consisten en el desarrollo de nuevas inflorescencias.

El período de fructificación comienza un mes y medio o dos meses después del inicio de las floraciones y se suele prolongar otro mes y medio tras el término de éstas. Por lo tanto, hay un período entre febrero y junio en el que coincide el primer período de fructificación con la segunda floración. Es más, con frecuencia pueden solaparse sucesivas floraciones entre sí. El período de dispersión también mantiene un desfase de aproximadamente un mes y medio con el de fructificación.

Durante los meses de agosto y septiembre, generalmente muy secos, las plantas entran en un período de reposo vegetativo, del que salen a principios de octubre con las primeras lluvias.

- *E. callithyrsum*. Este taxon tiene una floración principal, que suele comenzar a mediados de enero y se prolonga hasta mediados del mes de abril. Las floraciones secundarias suelen producirse de forma puntual en algunos individuos y generalmente consisten en una floración tardía de las ramas basales de las inflorescencias.

La fructificación guarda un desfase de aproximadamente un mes y medio con la floración, y suele durar desde mediados de marzo hasta mediados de mayo. Es entonces cuando normalmente comienza el período de dispersión, que se prolonga hasta mediados de julio. A partir de este momento las plantas suelen entrar en un período de reposo vegetativo hasta el comienzo de las primeras lluvias, en octubre.

- *E. onosmifolium*. Tiene una fenología muy similar a la de *E. callithyrsum*, con la diferencia de que la primera floración suele comenzar un poquito más tarde, a primeros de febrero. Dicha floración se prolonga hasta principios de mayo. Al igual que en el caso anterior, puede producirse una segunda floración que también suele consistir en la floración tardía de las ramas basales de las inflorescencias.

Aproximadamente dos meses después del inicio de la floración, a finales de marzo, comienza el período de fructificación, que se prolonga durante unos dos meses, hasta el comienzo del mes de junio. La fase de dispersión tiene lugar desde mediados de mayo hasta mediados de julio, que es cuando los individuos entran en un período de descanso vegetativo hasta principios/ mediados de octubre. En este momento, con las primeras lluvias, comienza una nueva etapa de crecimiento vegetativo.

- *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Su floración es algo más temprana que la de los otros dos táxones de *Virescentia*. Comienza en enero y se prolonga hasta finales de marzo. Como en los dos casos anteriores, puede producirse una floración secundaria que, igualmente, suele consistir en la floración tardía de las ramas basales de las inflorescencias.

La fructificación comienza a finales de febrero y suele prolongarse hasta principios de mayo. El período de dispersión comienza a principios de abril hasta el mes de junio, que es cuando estas plantas comienzan su período de des-

canso vegetativo. En este estado pasan los meses más secos, hasta que a principios de octubre las primeras lluvias les animan a iniciar un nuevo período de crecimiento vegetativo.

Además de lo expuesto cabe destacar que en los cuatro táxones la fenología de los individuos de una misma población es bastante sincrónica.

4.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN

4.5.1. ESTADÍOS FENOLÓGICOS

Los estadios fenológicos definidos para los cuatro táxones coinciden en líneas generales entre sí, así como con los descritos para otras especies del género. Se trata de especies protándricas, en las que la fase masculina suele comenzar antes de la apertura de la flor (la dehiscencia de las anteras normalmente se produce en el botón floral), y en las que el cambio entre las fases florales se ve acompañado por variaciones en la cantidad de recompensas (polen/ néctar) y/o el color floral (BOËTIUS, 1948; CORBET, 1978a; CORBET & DELFOSSE, 1984; OLESEN, 1988; KLINKHAMER & DE JONG, 1990). Cabe destacar que las diferencias observadas entre permiten diferenciar con claridad a *E. decaisnei* y *E. callithyrsum* entre sí y con respecto a las dos subespecies de *E. onosmifolium*, pero no a *E. onosmifolium* de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En la tabla 4.5.1. se presenta un resumen de las principales características que definen los estadios fenológicos de estas cuatro especies.

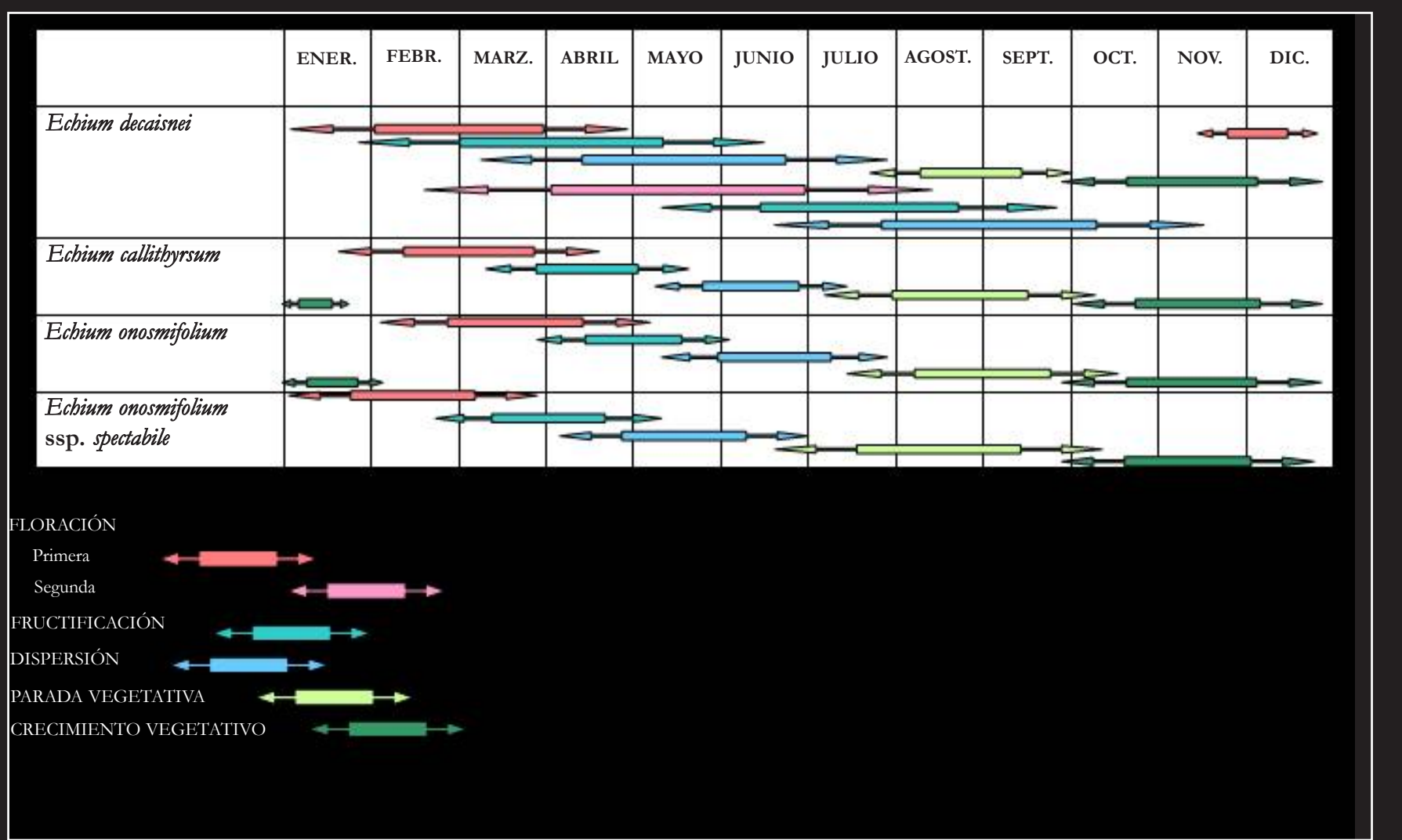


Figura 4.4.74. Fenología estacional de las poblaciones naturales de cada taxon.

4.5.2 ESTEREOESTRUCTURA FLORAL

Aunque el estudio de la estereoestructura floral no es uno de los objetivos de este trabajo, los resultados que hemos obtenido nos permiten realizar una serie de consideraciones en este sentido. En nuestra opinión, estas reflexiones constituyen una aportación de interés para conocimiento del género y, por lo tanto, hemos juzgado conveniente dedicarles el presente apartado. En él analizaremos la estructura interna de la flor y de la forma de presentación del polen. Además de estos, existen otros caracteres que determinan la estructura floral. En concreto, a lo largo del presente capítulo hemos tratado de la disposición de los lóbulos de la corola y de la posición relativa de los estambres y el estilo en su zona distal. Estos caracteres serán examinados en posteriores apartados, de acuerdo con su posible significado funcional.

Estructura interna de la flor

Si se observa la disposición de los estambres y el estilo en el punto de salida del tubo corolino, se pueden distinguir claras diferencias entre *E. decaisnei* y los tres táxones estudiados de la sección *Virescentia*.

- *E. decaisnei*. En este taxon los estambres y el estilo se disponen de manera adaxial, en paralelo sobre el lóbulo impar (figura 4.5.1). Si se observa el punto de inserción de los estambres en la corola, se verá que sólo el 2 y el 3 lo hacen en la zona del lóbulo impar: los estambres 1 y 4 se insertan entre los lóbulos laterales y los gemelos, mientras que el estambre 5 lo hace en un punto situado entre estos últimos (figura 4.3.4). Esto significa que a excepción del par 2-3 el resto debe desplazarse desde su punto de inserción para situarse, en la salida del tubo de la corola, sobre el lóbulo impar. El desplazamiento es de poca envergadura en el caso del par 1-4, pues su punto de inserción queda próximo a este

lóbulo. Sin embargo el punto de inserción del estambre 5 está situado justo en el lado opuesto al lóbulo impar, por lo que necesita recorrer por completo el tubo de la corola. Al hacerlo traza una diagonal y empuja el estilo hasta colocarlo también sobre este lóbulo (figuras 4.5.1. y 4.5.2).

- *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En estos táxones, a diferencia de *E. decaisnei*, los estambres y el estilo no se disponen de manera adaxial en el punto de salida del tubo corolino, sino que lo hacen aproximadamente a la altura de sus puntos de inserción (figura 4.5.4.). Los filamentos 1 a 4 se disponen junto a sus correspondientes pétalos, en la zona central de la corola. Los estambres 2 y 3 se ubican de forma adaxial, en paralelo sobre el lóbulo impar. Por su parte, el estambre 5 experimenta un pequeño desplazamiento en las proximidades de su punto de inserción, que lo aleja de los lóbulos gemelos y lo sitúa en la zona central de la corola. A partir de este punto, el estambre puede experimentar una ligera curvatura abaxial, aproximándose de nuevo hacia los lóbulos gemelos, o continuar de forma más o menos rectilínea por el centro de la corola. Los estambres 1 a 4 también experimentan una curvatura en las proximidades de su punto de inserción. Esto los coloca en la zona central de la corola, pero inmediatamente se giran hacia sus pétalos respectivos (figura 4.5.4. B). Por lo tanto, a la salida del tubo de la corola el espacio central está ocupado sólo por el gineceo o, en ocasiones, también por el quinto estambre (figuras 4.4.53, 4.4.60 G-I y 4.4.61 F-H).

Son dos las consecuencias que provoca esta disposición de los estambres sobre la estructura interna de la corola: la formación de un *estrechamiento* en la base del tubo (figuras 4.5.3. y 4.5.4. A) y la división interna de la corola en dos compartimentos, una *cámara interior* en la zona proximal y un *recibidor* en la mitad distal (figuras 4.5.2. y 4.5.4 B).

Tabla 4.5.1. Esquema general de la fenología intrafloral de las especies estudiadas.

ESTADÍO	MARCADORES MORFOLÓGICOS	ESTADO DE DESARROLLO DE ANDROCEO Y GINECEO	OBSERVACIONES
Yema floral	Corola cerrada sin orificio de apertura Los pétalos tienen una posición inferior o igual a los sépalos	Las cinco anteras presentan línea de dehiscencia. Gineceo no receptivo	Comienza la madurez del androceo
Botón floral	Corola: en el inicio de este estadio la corola está cerrada, sin orificio de apertura, y la longitud de los pétalos sobrepasa la de los sépalos y la supera hasta casi el doble. Termina cuando la corola ha comenzado a abrirse pero los lóbulos no se encuentran completamente desplegados	Comienza y se completa la dehiscencia en las cinco anteras Gineceo no receptivo	Período de dehiscencia de las anteras: se inicia la fase masculina
Flor en fase masculina	Corola muy turgente. Androceo. Anteras repletas de polen Gineceo. Su posición es más proximal que la de la mayoría de los estambres.	Período de presentación del polen Gineceo en general no receptivo.	<i>E. decaisnei</i> : durante esta fase es cuando se produce una mayor cantidad de néctar. Disposición retraída del gineceo como forma de evitar interferencias en el desarrollo de la función masculina En la transición entre la fase masculina y femenina las flores presentan un gradiente de características intermedias entre ambas. La dicogamia no es estricta y en algunos casos la disposición de androceo y gineceo permite que se produzca autogamia.
Flor en fase femenina	Corola fresca o con signos de marchitez. Los lóbulos se van girando hacia el interior. Androceo. Estambres curvados lateralmente hacia dentro o fuera de la flor. Anteras vacías. Gineceo. Su posición es más distal que la de la mayoría de los estambres. El estigma ocupa una posición central en la flor.	Finaliza la presentación del polen Gineceo receptivo	Disposición exterior/ interior del androceo como forma de evitar interferencias en el desarrollo de la función femenina
Flor marchita	Corola con claros signos de marchitez, permanece sin desprenderse del cáliz durante un cierto tiempo	Fecundación/ comienzo del desarrollo de las núculas	La retención de las corolas marchitas como posible mecanismo de reclamo a larga distancia y/o de traslocación de nutrientes
Fruto	Núculas no deciduas. En ocasiones el cáliz es acrecente.	Desarrollo del fruto	Formación de la unidad de dispersión

Formación de un estrechamiento en la base del tubo (figuras 4.5.3. y 4.5.4 A)

La estructura es similar a la descrita por CORBET & DELFOSSE (1984) para *E. plantagineum*. Consiste en una constricción formada por la aproximación de las zonas basales de los filamentos (justo por encima de su punto de inserción) sobre el estilo. Como consecuencia de la diferente estructura que adopta el androceo en *E. decaisnei* y en los tres taxones de la sección *Virescentia*, en el primer caso el estrechamiento se dispone de manera adaxial (figura 4.5.3.), mientras que en el segundo se sitúa en posición central (figuras 4.5.4. A y 4.5.5 A).

En ambos casos la constricción no es total, pues la aproximación de las bases de los filamentos produce una serie de invaginaciones en la corola, como si estuviera fruncida (figuras 4.5.5. B y 4.5.6), que crea huecos en la estructura. Dichas invaginaciones son claramente visibles desde el exterior (JOHNSTON, 1953) (figura 4.5.7.). También pueden existir intersticios entre las superficies de contacto de los filamentos entre sí, y de estos con el estilo, cuyo tamaño varía inversamente con el grado de turgencia de sus tejidos (figura 4.5.5).

División interna de la corola

El estrechamiento o constricción divide la corola en dos zonas: una *cámara interior* (proximal) y un *recibidor* (distal). Ambas cámaras se comunican mediante los huecos situados en la base de los estambres. Según CORBET & DELFOSSE (1984) dichos “agujeros” son el lugar por donde los insectos introducen sus aparatos chupadores para succionar el néctar pues, en general, su cabeza no puede pasar del punto de separación entre el quinto estambre y la pared de la corola.

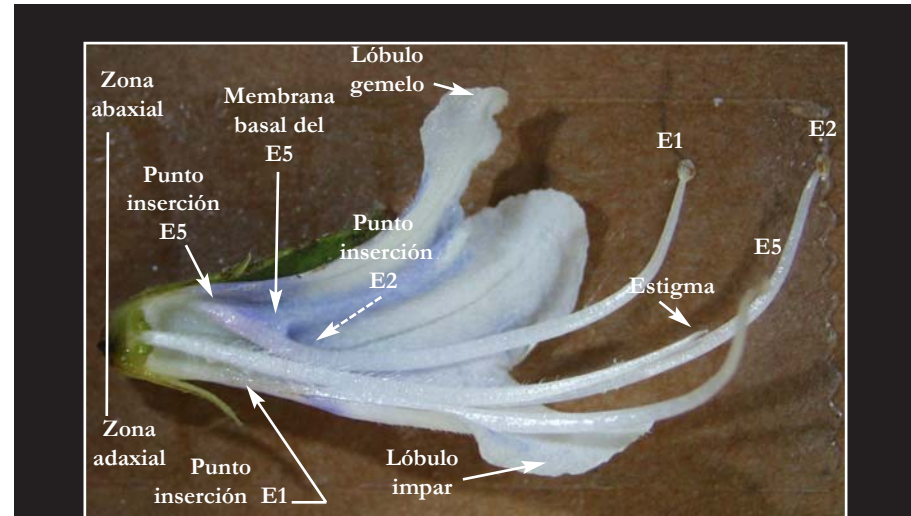


Figura 4.5.1. *E. decaisnei*. Flor disecionada longitudinalmente en vista lateral. A la salida del tubo corolino los estambres y el estilo se disponen de forma adaxial, sobre el lóbulo impar. E: estambre. Obsérvese la existencia de una membrana basal en el quinto estambre.

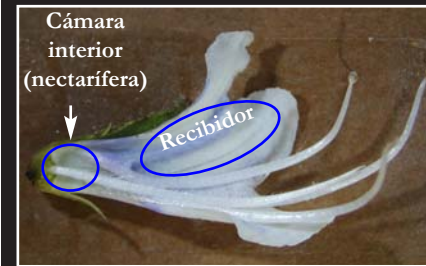


Figura 4.5.2. *E. decaisnei*. Flor disecionada longitudinalmente, en vista lateral. Disposición del estambre 5 en el interior de la corola, y localización de los dos compartimentos interiores de la flor: la cámara interior o nectarífera, y el recibidor. E: estambres. La flecha azul marca la dirección del filamento del quinto estambre en el interior del tubo corolino.



Figura 4.5.3. *E. decaisnei*. Flor disecionada longitudinalmente, en vista lateral. Identificación del estrechamiento y los nectarios. E: estambres.

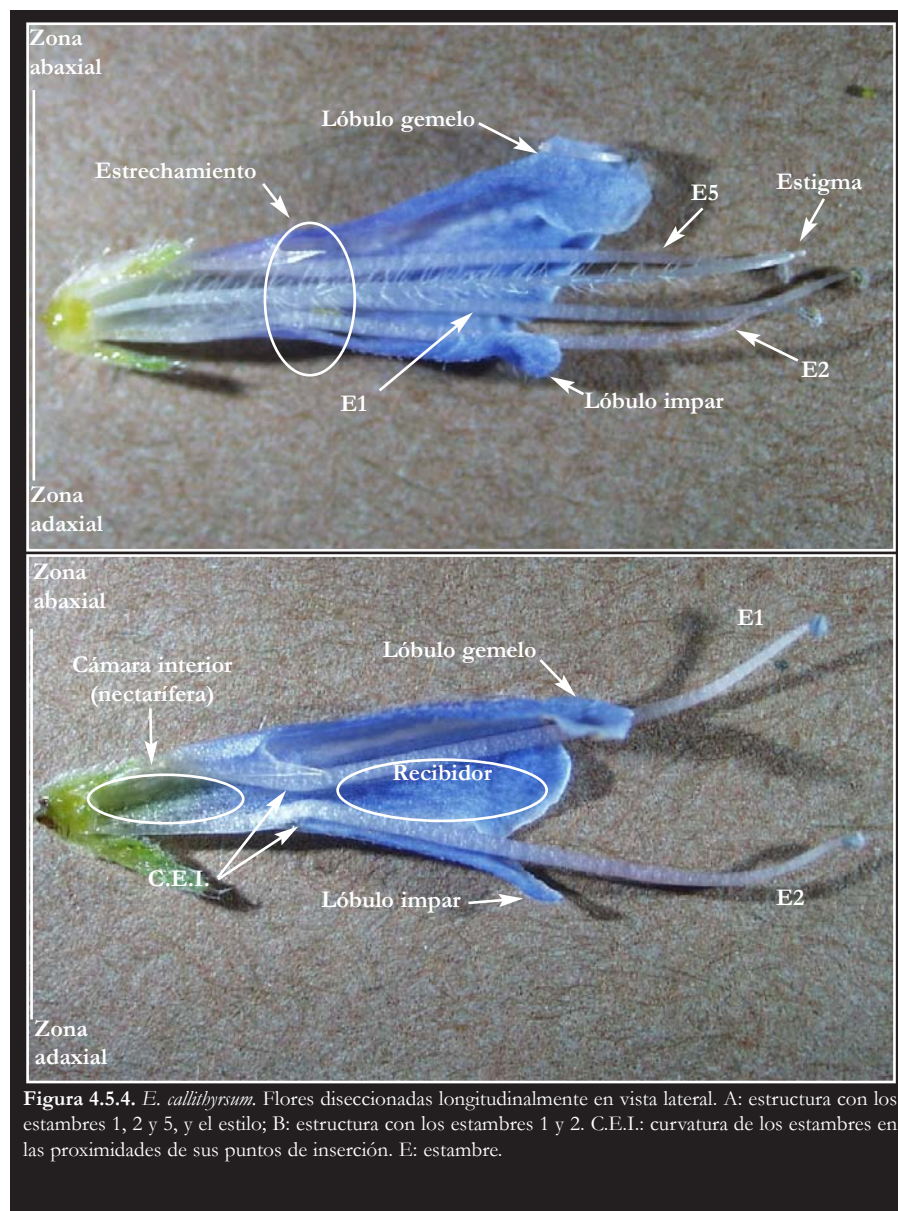


Figura 4.5.4. *E. callithyrsum*. Flores disecionadas longitudinalmente en vista lateral. A: estructura con los estambres 1, 2 y 5, y el estilo; B: estructura con los estambres 1 y 2. C.E.I.: curvatura de los estambres en las proximidades de sus puntos de inserción. E: estambre.

La *cámara interior* equivale a la *cámara nectarífera* descrita en *E. plantagineum* por CORBET & DELFOSSE (1984). La denominaron así porque encierra la región donde se secreta el néctar, que queda parcialmente expuesto a través de dos agujeros situados a cada lado del estambre 5. Como acabamos de explicar, en los cuatro táxones estudiados se ha observado la presencia de dichos agujeros en la base de cada filamento, a ambos lados de su punto de inserción, si bien los de mayor tamaño son siempre los correspondientes al estambre 5 (figura 4.5.6).

Se ha denominado *recibidor* a la zona comprendida en la mitad distal de la corola. Su estructura depende de la sinorganización interna de la flor, por lo que de nuevo existen claras diferencias entre *E. decaisnei* y los tres táxones de la sección *Virescentia*.

- *E. decaisnei*. En este taxon el *recibidor* se localiza en la mitad distal- abaxial y está separado de la *cámara interior* o *nectarífera* por el filamento del quinto estambre. A pesar de lo forzado de su disposición, este estambre se mantiene firmemente unido a la pared de la corola gracias a una membrana basal, de la que carecen los demás estambres (JOHNSTON, 1953) (figura 4.5.3). Es posible que, además de esta función estructural, dicha membrana también contribuya a producir un mayor aislamiento de la *cámara nectarífera*.

- *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. El *recibidor* se sitúa en la mitad distal- central de la flor (figura 4.5.4 B). El pequeño desplazamiento del quinto estambre en su zona basal también se encuentra reforzado por una membrana basal de la que, de nuevo, carecen los otros cuatro estambres.

En la familia *Acanthaceae* se ha descrito una estructura interna de corola que en varios aspectos coincide de manera asombrosa con la observada en estos táxones (y, especialmente, en *E. decaisnei*) (MANKTELOW, 2000). Dicha organización se basa en la existencia de una estructura compleja, denominada *fila-*

mento cortina, en la que están involucrados cuatro caracteres florales independientes. En esta estructura, los filamentos, que son adyacentes y decurrentes, recorren diagonalmente el interior de la corola, dividiéndola en dos compartimentos longitudinales: uno superior, denominado *posticous*, que cierra el nectario basal, el ovario y la parte principal del estilo, y otro inferior o *anticous*. El primero de ellos sería equivalente a la *cámara interior* y el segundo al *recibidor* que acabamos de describir para el género *Echium*, si bien en este caso la *cámara* ocuparía una disposición abaxial y el *recibidor* se situaría adaxialmente.

Uno de los caracteres que constituye el *filamento cortina* es la presencia de un borde inclinado entre las regiones sintapétala y apostapétala. Se trata éste de un carácter distintivo de muchos táxones del género *Echium* (figuras 4.3.6 y 4.5.7) y con valor diagnóstico, pero que tradicionalmente se ha considerado a través de la *altura del punto de inserción de los estambres* (DE COINCY, 1903; JOHNSTON, 1953; LEMS & HOLZAPFEL, 1968b; BRAMWELL, 1972a). En el género *Echium* los filamentos se separan de la pared de la corola a distintos niveles, siguiendo el patrón general de simetría zigomorfa de la flor (figura 4.3.4): el par 2-3 es el que lo hace de manera más distal, seguido por el par 1-4, mientras que el estambre 5 es en el que la separación se produce de manera más proximal. De los cuatro táxones estudiados, *E. decaisnei* es aquél cuyos estambres presentan unas mayores diferencias en su altura de inserción. Estas diferencias se hallan mucho más atenuadas en los tres táxones de la sección *Virescentia* (figuras 4.3.4, 4.4.54 y 4.4.62 A).

Quizás desde una perspectiva morfométrica resulte más práctico seguir considerando este carácter desde el punto de vista de las diferencias en la altura del punto de inserción de los estambres, pues simplifica la realización de medidas. Sin embargo, desde un punto de vista ontogénico (ver referencias en MANKTELOW, 2000), parecería más lógico analizarlo a través del grado de inclinación del borde entre las regiones sintapétala y apostapétala.

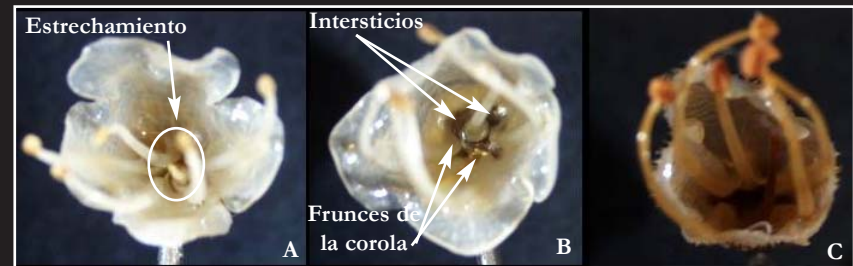


Figura 4.5.5. *E. callithyrsium*. Estructura del estrechamiento interno de la corola. Flores fijadas en F.A.A. en vista frontal. A: estadio 3; B: estadio 4; C: estadio 5-6. Obsérvese cómo la deshidratación de los tejidos con la edad provoca el aumento de tamaño de los intersticios en esta estructura.

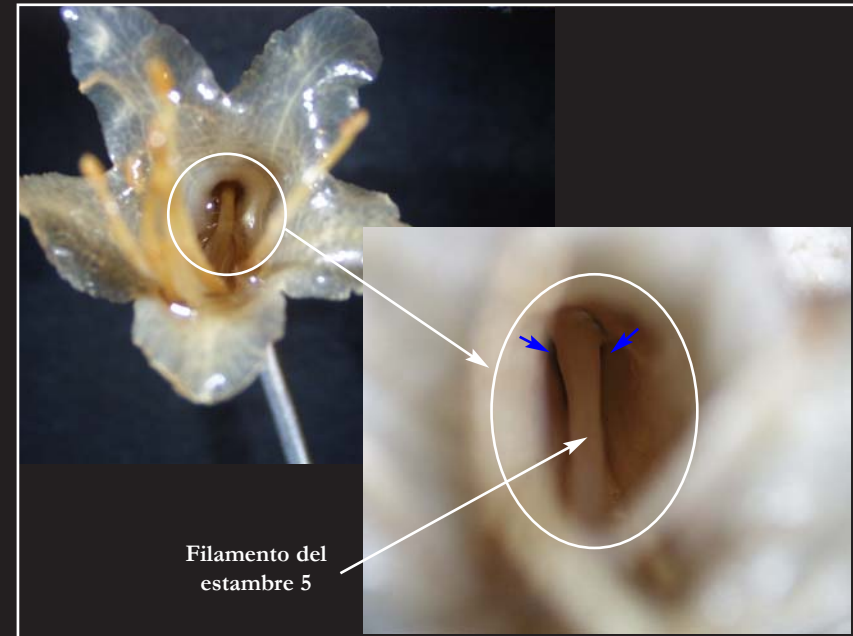


Figura 4.5.6. *E. decaisnei*. Imágenes frontales de la corola. Detalle de los agujeros situados en ambos lados del estambre 5 (señalados con flechas azules), y que comunican la cámara nectarífera con el recibidor, limitando el acceso al néctar.

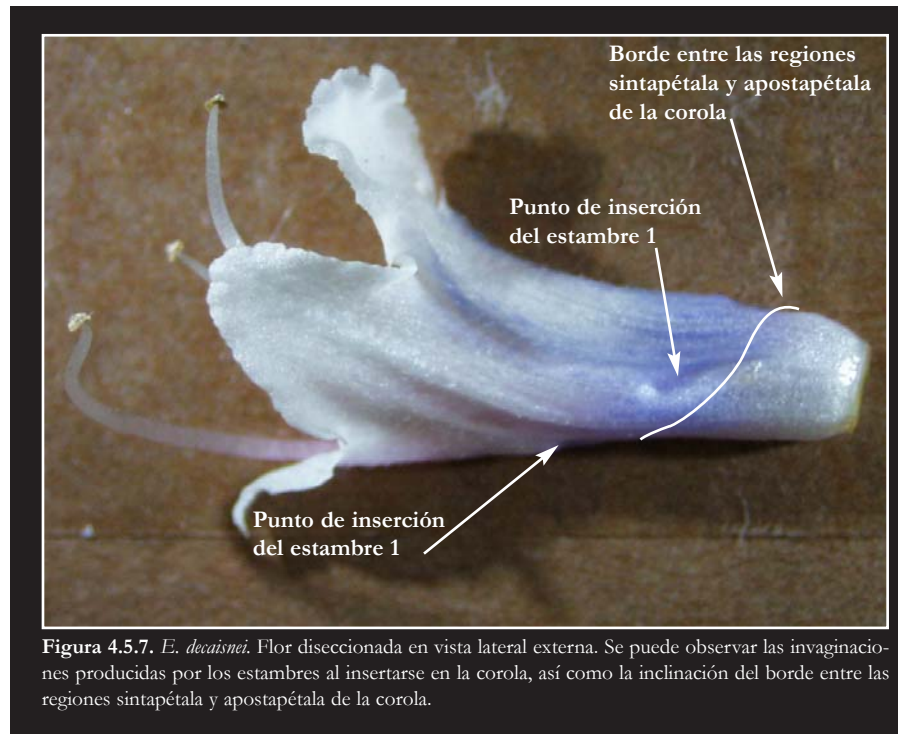


Figura 4.5.7. *E. decaisnei*. Flor diseccionada en vista lateral externa. Se puede observar las invaginaciones producidas por los estambres al insertarse en la corola, así como la inclinación del borde entre las regiones sintapétala y apostapétala de la corola.

Al igual que en otras familias (HUCK, 1992; MANKTELOW, 2000), en el género *Echium* la morfología y disposición de los caracteres del androceo en relación a los de la corola tienen una gran importancia para la comprensión de la arquitectura floral y la biología de la polinización (CORBET & DELFOSSE, 1984). En este sentido, tanto el *filamento cortina* de las Acantáceas como el *estrechamiento* de *Echium*, poseen al menos dos funciones relacionadas con la polinización: 1. restricción del acceso al néctar; y 2. prevención de la evaporación de néctar. De acuerdo con CORBET & DELFOSSE (1984) la función de la *cámara interior* o *nectarífera* sería la de restringir o definir el acceso al néctar y ofrecerle una cierta protección microclimática, inhibiendo el paso de agua (líquida o vapor) hacia dentro o hacia fuera de la flor. Estos autores consideran que la posición en que se produce el estrechamiento dentro del tubo de la corola (aproximadamente a la altura en la que las bases de los filamentos se funden con la corola) determina la accesibilidad al néctar de los insectos de aparato chupador corto e influencia el grado de protección microclimática ofrecida al néctar. Los mismos autores comprobaron que esta cámara es muy eficaz frente a la entrada de agua, lo que atribuyeron a tres factores: la impermeabilidad de la superficie interna de la flor; la propia estructura de la constricción, en la que los intersticios entre los filamentos y el estilo son suficientemente estrechos como para mantener el agua fuera; y el efecto positivo que ejercen los pelos de los filamentos para la retención de las gotas de agua.

Ambas estructuras comparten, además, el ser las responsables de la organización interna de la flor. La sinorganización de los órganos florales puede incrementar la estabilidad de dichos órganos y la precisión de los mecanismos de la polinización (ver el siguiente apartado). Por ejemplo, así como el *filamento cortina* contribuye a colocar las anteras firmemente en el labio superior y a estabilizar el estilo en posición abaxial en las Acantáceas (MANKTELOW, 2000), en el caso de *E. decaisnei* la estructura del *estrechamiento* sirve para fijar y estabilizar en posición adaxial los estambres y el estilo en la salida del tubo de la corola.

Como se ha comprobado en estos táxones, y además apoyan observaciones personales realizadas en muchos otros, dentro del género *Echium* la estructura del *estrechamiento* es un carácter que varía fundamentalmente entre secciones. Por lo tanto, y teniendo en cuenta el valor funcional de dicha estructura, consideramos que es posible que posea valor diagnóstico, y por ello aconsejamos que este carácter se tenga en cuenta en futuras revisiones taxonómicas del género.

Forma de presentación del polen

En *Echium*, como en otros géneros de *Lithospermeae*, las anteras generalmente maduran y se abren antes de la apertura de la corola (JOHNSTON, 1953; CORBET, 1978b; CORBET & DELFOSSE, 1984; OLESEN, 1988). De la misma manera, en los cuatro táxones estudiados, la dehiscencia de las anteras comienza durante la fase de botón y normalmente se ha completado al inicio de la antesis. Aunque a partir de este momento su contenido polínico es un carácter muy variable en función de circunstancias externas a la propia flor (p.e. la actuación de los insectos o la lluvia), también depende de factores intrínsecos a ella. En concreto de dos: la presencia de *pollen basket* y la disposición de las anteras en la flor.

Del primero de ellos se tratará en el apartado 4.5.3.1. Con respecto al segundo hay que señalar que, a su vez, depende de la disposición que mantienen las anteras con sus respectivos filamentos y la que adopten estos en el conjunto de la flor. En este sentido, es preciso recordar que (ver apartado 4.4.1.2.): 1. los filamentos no son elementos estáticos sino que se mueven siguiendo un patrón característico en cada táxon; y 2. las anteras también son elementos móviles con respecto al filamento (ver figura 4.4.37.). Con respecto a la capacidad de giro sobre las anteras sobre sus filamentos, cabe destacar el hecho de que en el género *Echium* el conectivo de las anteras es muy característico y que ade-

más posee un carácter que lo diferencia junto a su género hermano, *Lobostemon*, del resto de las boragináceas: la presencia de una depresión cóncava bien desarrollada en la que se ancla el filamento (JOHNSTON, 1953). Nos preguntamos si esta estructura es la que posibilita la gran movilidad de las anteras.

Las posibilidades de giro de las anteras sobre sus filamentos unido a la disposición de estos en la flor, configuran toda una oferta de posibilidades para la presentación del polen. En ella la propia arquitectura de la flor jugaría un papel fundamental. Por ejemplo, si nos fijamos en el estambre 5:

- En *E. decaisnei* la disposición centro- abaxial del *recibidor* favorece que la entrada de los polinizadores a la flor se realice por encima del estambre 5. Esto, unido a la orientación abaxial de esta antera, facilita una deposición de tipo esternotribico (figura 4.5.8).

- En los táxones de *Virescentia*, la disposición central del *recibidor* favorece que la entrada a la flor se realice por su zona central, bajo el estambre 5. Esto, unido a la orientación generalmente adaxial de esta antera, favorece una deposición de tipo nototribica (figura 4.5.9.).

Por todo lo expuesto consideramos que sería interesante analizar en detalle de qué manera se articulan filamentos y anteras en las distintas especies y a lo largo del ciclo de la flor, así como profundizar en las repercusiones de todo ello sobre el tipo de polinización.



Figura 4.5.8. Esquema del tipo de disposición esternotribica. La disposición centro- abaxial del receptor en *E. decaisnei* favorece que la entrada de los polinizadores a la flor (flecha blanca) se realice por encima del estambre 5. Esto, unido a la orientación abaxial de esta antera, permite una deposición del polen esternotribica. En naranja, esquema del polinizador.

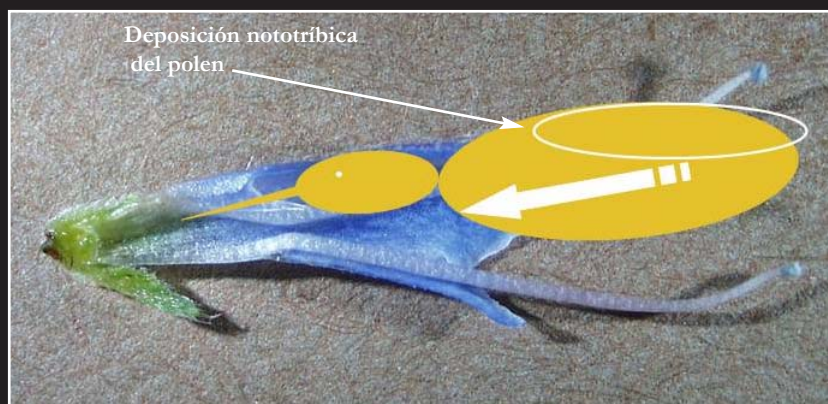


Figura 4.5.9. Esquema del tipo de disposición nototribica. La disposición central del receptor en los táxones de *Virescentia* (en la figura *E. callithyrsum*) favorece que la entrada a la flor (flecha blanca) se realice por su zona central, bajo el estambre 5. Esto, unido a la orientación adaxial de esta antera, permite que la deposición del polen nototribica. En naranja, esquema del polinizador.

4.5.3. RECLAMOS Y RECOMPENSAS

4.5.3.1. Reclamos

De los caracteres estudiados, tanto el color de la corola y el androceo como la disposición de los lóbulos de la corola, se considera que pueden cumplir funciones de reclamo en la flor. Como hemos comprobado, ambos presentan variaciones entre táxones y, en cada uno de ellos, a lo largo del ciclo de la flor. En el primer caso, dichas variaciones permiten diferenciar claramente a *E. decaisnei* de los tres táxones de *Virescentia* y, dentro de este grupo, a *E. callithyrsum* de las dos subespecies de *E. onosmifolium*. Por otro lado, dentro de cada taxon, las variaciones observadas en el conjunto de estos caracteres también permiten diferenciar los estadios 3 y 5 de la flor. En su conjunto dichos cambios pueden provocar una respuesta diferencial de los polinizadores según el estadio de la flor. A continuación vamos a repasar brevemente en qué consisten estas diferencias:

- *E. decaisnei*. Mientras que durante el estadio 3 la corola presenta un color azul, con los lóbulos completamente desplegados, filamentos estaminales blancos y anteras repletas de polen, en el estadio 5 la corola y los filamentos estaminales adquieren un color rosado, los lóbulos se van inclinando hacia el interior de la flor y las anteras suelen estar vacías. El estadio 4 constituye una fase de transición entre las dos anteriores, y este carácter transicional se refleja en todas las características florales. Estas diferencias se ven reforzadas porque la cantidad de néctar que se produce en el estadio 3 es significativamente mayor que en el estadio 5.

- *Grupo Virescentia*. Al contrario que en el caso anterior, en los táxones de este grupo los lóbulos de la corola no suelen disponerse desplegados hacia fuera, sino que normalmente adoptan una disposición más cerrada (en línea con sus pétalos o girados hacia el interior de la flor). En cuanto al color, en *E.*

callithyrsum las variantes heterocrómicas encontradas son muchas y sus tendencias durante el ciclo de la flor también. Sin embargo, las dos subespecies de *E. onosmifolium* están compuestas en su mayoría por individuos de flor blanca. Con respecto al contenido de polen de las anteras, la tendencia es similar a la descrita en *E. decaisnei*.

Seguidamente se analizarán en detalle cada uno de estos caracteres y su posible significado funcional en el proceso de la polinización.

Disposición de los lóbulos de la corola

Nuestros resultados ponen de manifiesto que: 1. durante el ciclo de la flor los lóbulos de la corola cambian de posición; y 2. en cada taxon adoptan una disposición diferente (ver apartado 4.4.1.b.). En este sentido, se pueden distinguir dos patrones generales: el de tipo “corola desplegada” que caracteriza a *E. decaisnei* (figura 4.4.11), y el de tipo “corola cerrada” propio de los táxones de *Virescentia* (figuras 4.4.12, 4.4.13 y 4.4.14). El primero de ellos se caracteriza porque los lóbulos suelen disponerse desplegados hacia fuera de la corola, fundamentalmente los gemelos y el impar. El segundo porque los lóbulos se suelen disponer en línea con sus pétalos o bien cerrados hacia la luz de la corola, sobre todo los lóbulos gemelos. Dentro de este último grupo se observa un gradiente en el que *E. callithyrsum* presenta las formas más abiertas, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* las más cerradas, y *E. onosmifolium* las intermedias (figuras 4.4.12, 4.4.13 y 4.4.14).

No obstante, cualquiera que sea el patrón general, en todos los casos es en las flores jóvenes donde los lóbulos suelen presentar una disposición más desplegada hacia el exterior de la corola, mientras que a medida que éstas envejecen se van cerrando hacia el interior (figura 4.4.53) (sobre todo en las especies

de tipo “corola cerrada” -figuras 4.4.48 A, 4.4.63 C-). Según CORBET & DELFOSSE (1984), este progresivo *cierre de los lóbulos* de las flores posiblemente esté relacionado con una pérdida de turgencia de los tejidos con la edad.

Con independencia de las causas que lo provoquen, la disposición de los lóbulos de la corola es una de las variables que determina una de las características florales con mayor influencia sobre el comportamiento de los polinizadores: el diámetro frontal de la corola (GIURFA *et al.*, 1999). Por lo tanto, se trata de un carácter que puede tener importantes repercusiones sobre las funciones de reclamo de la flor. De hecho, su importancia hizo que fuera uno de los tres caracteres seleccionados por CRUDEN (1977) para desarrollar el índice O.C.I. de alogamia.

En general se considera que cuanto mayor es el diámetro frontal de la corola, mayor es su atractivo sobre los polinizadores (STEBBINS, 1970; GIURFA *et al.*, 1999). De acuerdo con ello sería de esperar que las flores de *E. decaisnei* fueran más atractivas y, en principio, también más alógamas, que las de los táxones de *Virescentia*. Asimismo, sería de esperar que en todos ellos, las flores en estadio 3 fueran más atractivas y alógamas que las flores en estadio 5. No obstante, se trata de hipótesis que sólo pueden ser comprobadas mediante estudios específicos sobre el comportamiento de los polinizadores, lo cual está más allá de los objetivos de nuestro trabajo.

Finalmente, hay otro hecho que queremos destacar. Aunque el tamaño de los lóbulos de la corola se considera como un carácter con valor diagnóstico para los táxones insulares del género (BRAMWELL, 1972) y, además, en las descripciones de estas especies se suele prestar atención a su forma (WEBB 1844 y 1867; WEBB & BERTHELOT, 1844; BRAMWELL, 1972a; KUNKEL, 1976), no hemos encontrado ninguna referencia sobre su disposición. A la vista de nuestros resultados, y principalmente de las diferencias observadas entre las dos secciones estudiadas (*Decaisnea* -“corola desplegada”- y *Virescentia* -“corola

cerrada”-), pensamos que puede resultar de provecho considerar la posibilidad de que este carácter posea valor taxonómico y, por lo tanto, aconsejamos su estudio en las futuras revisiones del género.

Color floral

El despliegue de colores es una de las maneras más comunes que emplean las angiospermas para atraer a los polinizadores, y los cambios de color floral un fenómeno ampliamente extendido entre ellas (GOTTSBERGER, 1971; KEVAN, 1972; WASER & PRICE, 1981; WASER, 1983; LAMONT, 1985; STANTON, 1987a y b; GORI, 1989; NE’EMAN & NESHER, 1995; DAFNI & KEVAN, 1996; LUNAU, 1996; PROCTOR *et al.* 1996; LEHRER, 1997; MELÉNDEZ- ACKERMAN, 1997; ORT & WADDINGTON, 1997; WEISS, 1995; WEISS & LAMONT, 1997). En concreto, la familia de las Boragináceas es especialmente prolífica en ejemplos de heterocromía fenológica (CORBET, 1978b; OLESEN, 1979 y 1988; CASPER & LA PINE, 1984; MOELIONO, 1987; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; ROBERTSON & LLOYD, 1993; OBERRATH & BÖEHNING- GAESE, 1999; ZOLLER *et al.* 2002).

Según nuestros resultados, cada uno de los táxones estudiados se caracteriza por presentar un cromatismo floral propio, que se define en virtud de tres componentes: 1. el tipo de color presente en los distintos órganos florales (en este sentido debemos señalar que aunque en este trabajo sólo hemos considerado las señales visuales perceptibles en el espectro visual humano, existen antecedentes en el género que indican la existencia de cambios de estas señales fuera de este espectro y, concretamente, en la región del ultravioleta; OLESEN, 1988; MOELIONO, 1987); 2. la manera en que se distribuye sobre ellos; y 3. el modo en el que cambia con el tiempo (o *heterocromía fenológica*). Sobre este patrón general, prácticamente cada individuo (especialmente en el caso de *E. callithyr-*

sum) presenta variaciones propias que lo diferencian en mayor o menor grado del resto.

Pero para analizar el efecto del color como reclamo, además de estos componentes es preciso contemplar dos más: la estereoestructura de la flor y el lugar en el que se sitúa el observador:

Con respecto a la posición del observador podemos hablar de una doble función del color: como señal externa y como señal interna. En el apartado 4.5.5. se examinarán algunos aspectos relacionados con el color como señal externa. Sobre la importancia de la estereoestructura floral sobre esta función podemos poner como ejemplo a *E. decaisnei*. Si se mira externamente y de manera frontal una flor de esta especie, se comprobará que su color general está principalmente determinado por el que presenta la corola en la zona de las escotaduras (figuras 4.3.11., 4.4.44 A y 4.4.49 A). En este sentido, la disposición de los lóbulos de la corola, que por sí mismo supone un posible mecanismo de reclamo (ver apartado anterior), es un factor que puede influir en la percepción del color: cuando están desplegados hacia fuera permiten ver con más claridad el color que cuando se encuentran girados hacia el interior de la corola.

En los táxones que nos ocupan la distribución del color en la región apostépala de la corola puede distribuirse siguiendo diferentes patrones. Aunque en general estos cambios son perceptibles a media distancia, sus diferencias sólo resultan evidentes en las inmediaciones de la flor o, más aún, en su interior. El color como señal interna suele cumplir la función de orientar de manera eficaz a los visitantes hacia las recompensas (KEVAN, 1972; WASER & PRICE, 1981; WASER, 1983; PROCTOR *et al.* 1996; DAFNI & KEVAN, 1996 y 1997; RICHARDS, 1997; GLOVER, B. J. & MARTIN, C. 1998, con referencias; GIURFA *et al.* 1999; LUNAU, 2000). Este tipo de señales se conocen con el nombre de *guías florales* o *guías de néctar* (porque suelen conducir hacia este tipo de recompensa). Al facilitar el acceso a las recompensas de la flor, las guías flo-

rales permiten que los polinizadores puedan invertir menos tiempo y energía en obtenerlas lo que, como veremos más adelante, puede tener importantes consecuencias en el proceso de la polinización y, por tanto, en los sistemas de cruzamiento. Consiguientemente, cabe preguntarse si en estas especies los diferentes patrones de distribución del color en la región apostapétala de la corola actúan, efectivamente, como guías de néctar y, en este caso, qué consecuencias reproductivas tienen sus variantes.

La heterocromía fenológica consiste en una serie de cambios cromáticos (figuras 4.4.16 a 4.4.19), que en los táxones que estudiamos pueden afectar tanto a las regiones apostapétala (de forma sistemática en *E. decaisnei*, más o menos frecuente en *E. callithyrsum* y puntualmente en las dos subespecies de *E. onosmifolium*) y hemisintapétala (de manera frecuente en *E. callithyrsum* y menos habitual en *E. onosmifolium*) de la flor. En general, los cambios de color en las flores pueden estar inducidos y/o acelerados por la visita de los polinizadores, o seguir una pauta fija e independiente de la actividad de estos (CASPER & LA PINE, 1984; LAMONT, 1985; GORI, 1989; NE'EMAN & NESHER, 1995; WEISS & LAMONT, 1997; IDA & KUDO, 2003). En nuestro caso, estos cambios parecen seguir una pauta fija, independiente de la actividad de los polinizadores. Sin embargo, de todos ellos, sólo en *E. decaisnei* la heterocromía fenológica tiene lugar de manera sistemática (es decir, de la misma manera en todas las flores de la inmensa mayoría de los individuos). En *E. callithyrsum* estos cambios suceden regularmente pero siguiendo una pauta muy variable según los individuos, mientras que en las dos subespecies de *E. onosmifolium* dichos cambios suceden sólo de manera esporádica, en algunos individuos.

Otras de las características de la heterocromía fenológica en estas especies es que es unidireccional en cuanto al tipo de color, y depende del elemento floral considerado. En este sentido nuestros resultados refuerzan el esquema floral propuesto por ERBAR (1991), ya que cromáticamente es posible distinguir en la flor una región hemisintapétala y una región apostapétala (ver apartado

4.3.). Es decir, los cambios cromáticos se producen de manera homogénea en toda la superficie de cada una de estas regiones y, al menos en lo que respecta al tipo de color, de manera independiente entre ambas. Además, mientras que en la región apostapétala de la corola se han observado variaciones cromáticas entre colores que van desde el blanco hasta el azul o el rosa, en la región hemisintapétala sólo se han observado cambios de color del blanco al rosa/ púrpura. Con respecto a la dirección de estos cambios debemos subrayar la existencia de una importante diferencia entre *E. decaisnei* y las tres especies de la sección *Virescentia*: mientras que en la primera los cambios de color en la región apostapétala de la corola siempre suceden desde el azul hacia el rosa (figura 4.4.16), dichos cambios tienen un sentido contrario en las segundas (es decir, del rosa hacia el azul -figura 4.4.19-).

A pesar de que en el género *Echium* el color floral, especialmente el de la corola, es un carácter taxonómico de primer orden (GIBBS, 1971; BRAMWELL, 1972a), no hemos encontrado estudios detallados sobre este tema. Hasta donde sabemos sólo existen algunas referencias puntuales, de carácter general, sobre la existencia de formas heterocromáticas a nivel de taxon (GIBBS, 1971; BRAMWELL, 1972a), o descripciones generales sobre su heterocromía fenológica (LEMS & HOLZAPFEL, 1968b; CORBET, 1978a y b; CORBET & DELFOSSE, 1984; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; OLESEN, 1988). Se trata además de un aspecto que puede ser clave en la biología floral de estos táxones y, por lo tanto, consideramos que debería ser investigado con más profundidad. Por otro lado, atendiendo a la importancia taxonómica del color en este género, consideramos que quizá merecería la pena comprobar el posible valor diagnóstico de: 1. la presencia de determinados tipos de color; 2. los patrones de distribución del color en la región apostapétala de la corola; y 3. los patrones de cambio cromático fenológico.



Figura 4.5.10. *E. decaisnei*. Detalle de una antera prácticamente vacía de polen, en la que queda al descubierto el pollen basket.

Contenido de polen de las anteras

Una de las características más llamativas de las flores del género *Echium* es el color del polen (BRAMWELL, 1972a; CORBET, 1972a y b; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; OLESEN, 1988; HESSE *et al.*, 2000). Éste es también el caso de las cuatro especies estudiadas, cuyo polen es visible incluso a varios metros (figuras 4.3.17, 4.4.44 A y 4.4.59 C). Acabamos de ver que el color puede desempeñar importantes funciones de reclamo durante el proceso de la polinización, por lo que se puede entender que el polen, además de como recompensa, actúe como una forma de atracción floral (AFFRE *et al.* 1995; PROCTOR *et al.*, 1996; RICHARDS, 1997; LUNAU, 2000; ERBAR & LANGLOTZ, 2005). En el caso de nuestras especies esta posibilidad se ve apoyada por la existencia de *polen basket* en todas ellas.

Bajo el nombre de *polen basket* se designan un tipo de estructuras especializadas de la antera, cuya función principal se cree que es la presentación del polen (HESSE *et al.*, 2000). Aunque sólo se ha comprobado la presencia de estas estructuras en algunas especies del género, posiblemente es una característica común a todas ellas (JOHNSTON, 1953; HESSE *et al.*, 2000). Nuestras observaciones indican que en los cuatro táxones estudiados existen *polen basket*, que pueden ser observados con facilidad bajo lupa en las anteras vacías (figura 4.5.10.).

4.5.3.2. Recompensas

a) El polen

En las cuatro especies la producción de polen por flor es asombrosamente elevada, con unos valores medios que oscilan entre los casi 279.000 granos de

polen de *E. decaisnei* y los casi 146.000 de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. De acuerdo con CRUDEN (2000), para asegurar una producción de semillas relativamente alta, se requiere que por cada óvulo alcance el estigma un promedio de 2 a 6 granos de polen. Teniendo en cuenta que el número de óvulos en este género es muy constante e igual a cuatro, esto significa que en el caso *E. decaisnei* se produce una cantidad de granos de polen entre 34.842 y 11.614 veces superior a la necesaria para asegurar una buena producción de semillas, en *E. callithyrsus* entre 27.088 y 9.029, en *E. onosmifolium* ssp. *onosmifolium* entre 21.348 y 7.116, y en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* entre 18.218 y 6.073. Por lo tanto parece evidente que la gran cantidad de polen que producen estas especies responde a otros motivos que el de asegurar la producción de semillas. Podría tratarse de un problema de falta de eficacia en la polinización, pero por la estrecha relación que mantiene el género *Echium* con las abejas (recordemos que se trata de uno de sus principales polinizadores -ver apartado 4.1.-) y la dependencia que estos animales tienen del polen (ver a continuación), lo más probable es que tenga que ver con un síndrome de polinización melitófilo.

El polen resulta un alimento muy completo para muchos grupos de insectos. Su composición es rica en elementos poco abundantes como el fósforo y el nitrógeno, por lo que resulta una recompensa mucho más *costosa* para las plantas que el néctar, formado por compuestos más fáciles de obtener (agua, dióxido de carbono y luz solar, principalmente). En este sentido, las abejas son un caso muy particular pues, por su estructura social, los adultos tienen que recoger néctar como alimento para ellos y polen para alimentar a sus larvas. Esta doble recolección obliga a las obreras a realizar más visitas a las flores que la mayoría de los demás insectos, lo que suele hacer de ellas unos polinizadores más efectivos. A su vez, esto supone una ventaja que puede contrarrestar los inconvenientes derivados de los mayores costos que les supone a las plantas el producir una cantidad extra de polen como recompensa (PROCTOR *et al.*, 1996; RICHARDS, 1997; THORP, 2000; FRISCH, 1984).

b) El néctar

Al igual que sucede en otras especies del género, en *E. decaisnei* el néctar aparece en forma de gotitas en la base del ovario (figura 4.5.3., CORBET & DELFOSSE, 1984; LEISS & KLINKHAMER, 2005) y, asimismo, su producción comienza antes de la antesis y cesa en el estadio 6 (flor marchita) (*E. wildpretii* -OLENSEN, 1988; KRAEMER & SCHMITT, 1997- y *E. vulgare* -KLINKHAMER & DE JONG, 1990-). De manera similar, las dos propiedades analizadas (volumen y concentración de azúcares) muestran una alta variabilidad (CORBET, 1978a y b).

Las propiedades del néctar están determinadas principalmente por la interacción de tres factores (CORBET, 1978a y b): 1. la actividad de los nectarios (secreción/ reabsorción); 2. los efectos post-secretorios relacionados con el equilibrio entre la humedad del aire (evaporación/ condensación) y la retirada de néctar por los insectos; y 3. la acción de las invertasas (cuya acción afecta a la concentración de azúcares). Como consecuencia de ello, las características del néctar experimentan cambios rápidos y continuos (CORBET, 1978a y b; CORBET & DELFOSSE, 1984; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; KRAEMER & SCHMITT, 1997). Por lo tanto, la propia dinámica natural del néctar justifica en buena medida la alta variabilidad de nuestros resultados, aunque el diseño de muestreo tampoco era el más adecuado para reducirla.

Volúmen de néctar por flor

El volumen medio de néctar por flor que se ha encontrado en *E. decaisnei* ($8,9 \pm 11,7 \mu\text{l}$) se sitúa en el rango de otras especies del género ($[2,2 - 12,5] \mu\text{l}$ en *E. wildpretii* -OLENSEN, 1988; KRAEMER & SCHMITT, 1997; DUPONT *et al.*, 2004b-; $[1 - 15] \mu\text{l}$ en *E. vulgare* -CORBET, 1978a; KLINKHA-

MER & DE JONG, 1990 -), pero su valor máximo (62,8 µl) es muy superior al registrado en cualquiera de ellas. En este taxon el volumen de néctar por flor cambia significativamente en función del *sexo* de las flores y de su *estadio fenológico*.

Diferencias de volumen en función del sexo

Aunque no hemos encontrado antecedentes en el género con los que contrastar nuestros resultados, consideramos que existen al menos dos hipótesis no excluyentes que pueden explicarlos: 1. la existencia de diferentes tasas de secreción entre individuos hermafroditas y femeninos; y 2. que sea consecuencia de las diferencias morfológicas que existen en la estructura interna de ambos tipos de flor.

Como hemos visto (apartado 4.5.2.), en las flores hermafroditas los estambres y el estilo conforman un *estrechamiento* en el interior de la corola, que a su vez delimita la *cámara interior* o *nectarífera* donde el néctar se secreta y almacena. En estas flores, la estructura del estrechamiento es tal que ofrece al néctar un cierto grado de protección microclimática (apartado 4.5.2.). Por el contrario, en el tipo de flor pistilada que se ha empleado para este estudio los filamentos eran tan cortos que no permitían la formación completa del *estrechamiento*, dejando así el néctar más expuesto que en las flores hermafroditas. Por lo tanto, aunque se secretara en la misma cantidad en ambos tipos de flores, probablemente se evaporaría con más facilidad en las pistiladas, reduciendo así su volumen final. Por este mismo motivo, y suponiendo que se secretara en una concentración similar, el néctar de las flores pistiladas debería estar más concentrado. Si se observan los estadísticos descriptivos (tabla 4.4.6.) se puede comprobar que, efectivamente, la concentración de azúcares en el néctar es algo superior en las

flores pistiladas que en las hermafroditas, aunque esta diferencia no es significativa.

Dada la localización del néctar en la base del ovario y la existencia de estructuras en el interior de la flor que restringen el acceso de los visitantes (ver apartado 4.5.2.), se podría pensar que el menor volumen de néctar de las flores femeninas puede suponer para muchos insectos una mayor dificultad para alcanzarlo. Sin embargo, las observaciones realizadas por CORBET (1978a) en *E. vulgare* indican lo contrario. Esto es así porque en este género el tamaño de las flores pistiladas es mucho menor que el de las hermafroditas, por lo que un mismo volumen de néctar ocupa un espacio mucho mayor en las primeras que en las segundas. Por lo tanto, a pesar de que el volumen de néctar producido por las flores femeninas sea menor que el producido por las hermafroditas, su accesibilidad puede ser igual e incluso mejor.

Diferencias de volumen en función del estadio fenológico

La existencia de cambios de volumen en función de los estadios fenológicos es un carácter común con otras especies del género, pero los resultados no son siempre coincidentes: al igual que en *E. decaisnei*, en unos casos el mayor volumen de néctar se registra durante la fase masculina (*E. vulgare*, KLINKHAMER & DE JONG, 1990; *E. wildpretii*, KRAEMER & SCHMITT, 1997), mientras que en otros esto sucede en la fase femenina (*E. wildpretii*, OLESEN, 1988; DUPONT *et al.*, 2004b).

Existen dos causas que pueden explicar las diferencias de volumen entre estadios fenológicos: 1. que existan diferencias en la tasa de secreción según el estadio fenológico; y 2. que se deba a cambios estructurales de la flor. La primera de estas posibilidades fue confirmada por BOËTIUS (1948) en *E. vulgare*. Con respecto a la segunda, consideramos que podría ser una consecuencia de

los cambios estructurales que conlleva la pérdida de turgencia de los tejidos con la edad (ver apartado 4.5.2.). Efectivamente, a medida que los tejidos florales pierden turgencia los espacios intersticiales que existen entre androceo y gineceo en la zona del *estrechamiento* aumentan (figura 4.5.11.), dejando el néctar más expuesto. Como hemos explicado en el apartado anterior, ello facilitaría que el néctar se evaporara con mayor facilidad y, consecuentemente, que las flores en estadio 5 tuvieran una menor cantidad de néctar pero más concentrado, como efectivamente es el caso.

Concentración de azúcares

Al igual que el volumen, en *E. decaisnei* ($13,9 \pm 3,8 \%$) la concentración media de azúcares en el néctar también se sitúa en el rango descrito para otras especies del género ([7,1- 22,6] % en las especies leñosas – OLENSEN, 1988; KRAEMER & SCHMITT, 1997; DUPONT *et al.*, 2004b; VALIDO *et al.*, 2004 y 2005-; [2- 62]% en las herbáceas –CORBET, 1978b; CORBET & DELFOSSE, 1984-), aunque es mayor mayor que la calculada por VALIDO *et al* (2004) para para este mismo taxon (10%). Por el contrario, no se han encontrado diferencias significativas en función del sexo de las flores o de su estadio fenológico. No hemos hallado antecedentes en el género con respecto al sexo. En relación con los estadio fenológico, los estudios realizados en *E. vulgare* (KLIN-KHAMER & DE JONG, 1990) y *E. wildpretii* (OLENSEN, 1988; KRAEMER & SCHMITT, 1997) coinciden en señalar la ausencia de diferencias significativas.

Si la concentración de azúcares del néctar no difiere significativamente entre estadios ni sexos, pero su volumen es significativamente mayor en las flores hermafroditas y durante el estadio 3, entonces podemos deducir que en estas flores la cantidad total de recompensa que se oferta a través del néctar es signifi-



cativamente mayor que en las flores pistiladas y/o durante el estadio 5. La cantidad de recompensa total que presentan las flores hermafroditas es mayor aún porque ofertan grandes cantidades de polen, principalmente durante su fase masculina (E3).

En general, cuanto mayor es la recompensa, mayor es el poder atractivo de las flores y, en general, su tasa de alogamia (ver referencias en KLINKHAMER *et al.*, 2001 o en LEISS & KLINKHAMER 2005b). Por lo tanto, es de esperar que las flores hermafroditas y/o durante la fase masculina sean más alógamas que las pistiladas y/o durante la fase femenina. Esta predicción se ve reforzada porque, como hemos comentado en el apartado 4.5.3.1., la disposición que adoptan los lóbulos de la corola en las primeras suele resultar más atractiva que en las segundas y porque, como veremos a continuación, todas ellas son protándricas (WILLSON, 1979). La producción de polen y néctar supone un importante gasto energético para la planta (PROCTOR *et al.*, 1996), por lo tanto cabe preguntarse qué beneficios obtiene con él. Más aún ¿qué beneficios justifican la mayor inversión que realizan las flores hermafroditas y, en concreto, durante su fase masculina?. Aunque las respuestas a estas preguntas exceden de los objetivos de nuestro trabajo, no podemos dejar de esbozar algunas soluciones. En concreto una: que se trate de una estrategia para mejorar la función masculina a través de la promoción de la alogamia. Más adelante, en próximos capítulos, volveremos a examinar esta posibilidad.

El único factor respecto al cual sí se han detectado diferencias significativas es la humedad ambiental: por debajo del 60% de humedad relativa se produce un néctar significativamente más concentrado que cuando la humedad es superior. Este resultado era de esperar ya que en otras especies del género este tipo de relación se había comprobado con anterioridad. Es más, se ha demostrado que la existencia de procesos de reequilibrio del néctar con la humedad ambiental es lo que provoca una correlación negativa entre la concentración de solutos

del primero y la humedad relativa (CORBET, 1978a y b; CORBET & DELFOSSE, 1984).

4.5.4. COMPROBACIÓN DE LA EXISTENCIA DE DICO-GAMIA

A tenor de los resultados se puede confirmar que *E. devaisnei* es una especie protándrica, en la que la fase masculina tiene lugar principalmente a lo largo del estadio 3 y la femenina durante el estadio 5. Dado que se ha observado un incremento en la proporción de tubos polínicos entre los estadios 5 y 6, es de suponer que el gineceo probablemente se mantenga receptivo durante todo el estadio 5 y quizá también al principio del 6.

Además de una separación temporal durante su fase de madurez, en los cuatro táxones el androceo y el gineceo también mantienen una separación espacial. Así, mientras que durante la fase masculina los estambres ocupan la zona central de la corola, el gineceo permanece retraído en su interior de la corola. Por el contrario, en la fase femenina, cuando el gineceo después un proceso de alargamiento se encuentra con los estigmas situados en la zona central de la flor, las anteras, tras un proceso de curvatura de los estambres, se encuentran alejadas de ellos.

El estadio 4 es un período de transición en el que todavía queda polen en las anteras y los gineceos comienzan a estar receptivos, lo que parece indicar que la dicogamia no es estricta. Durante este estadio el estilo prosigue su crecimiento y comienza a curvarse hacia los lóbulos gemelos. Al hacerlo se ha observado que con frecuencia las superficies estigmáticas entran en contacto con las anteras que, como acabamos de decir, aún suelen conservar algo de polen (figu-

ra 4.5.12.). Si en estos casos el gineceo se encuentra receptivo y el polen es viable, se puede producir autogamia.

A pesar de no disponer de datos sobre la receptividad estigmática de los tres táxones de la sección *Virescentia*, por el escaso desarrollo del gineceo en las primeras etapas del ciclo floral, cuando el androceo se encuentra en su plena madurez, y su desarrollo completo cuando las anteras se encuentran prácticamente vacías, se puede considerar que también son especies protándricas. Asimismo, en todas ellas se han observado fases intermedias en las que sería posible la autogamia (figura 4.4.53 A, B y C).

La separación espacial de androceo y gineceo no correspondería a lo que se conoce estrictamente como hercogamia, pues para que esto suceda ambos deberían madurar simultáneamente (RICHARDS, 1997), sino que más bien parece corresponder a un mecanismo de aislamiento de polen y estigmas. Aunque este tipo de mecanismos de aislamiento basado en el movimiento de androceo y gineceo se han descrito en otras especies (MEDAN & PONESSA, 2003 y referencias en él), hasta donde sabemos es la primera vez que esto sucede para el género *Echium*.

Según SARGENT *et al.* (2006) la principal fuerza promotora de la dicogamia ha sido evitar las interferencias antera- estigma. Desde este punto de vista nos parece más lógico interpretar la separación temporal de la madurez de androceo y gineceo, y su movimiento relativo durante la antesis como dos aspectos de un mismo mecanismo para evitar dichas interferencias. En este sentido da la impresión de que el movimiento de curvatura hacia el exterior de los estambres de *E. decaisnei* (figura 4.4.47 c.) puede resultar más eficaz previniendo dichas interferencias, que el movimiento de curvatura hacia el interior de los táxones de *Virescentia* (figura 4.4.62 E), aunque necesitaríamos realizar experimentos para comprobarlo. Más aún, el mayor tamaño de las flores de *E. decaisnei* podría facilitar dicha separación, mientras que el menor tamaño de las de



Figura 4.5.12. *E. decaisnei*. Detalle de la disposición relativa de androceo y gineceo durante el inicio del estadio 4. El contacto de los estigmas con anteras en las que aún queda polen, puede dar como resultado que se produzca autogamia. Las flechas indican la posición de las ramas estigmáticas.

Virescentia (en concreto de las dos subespecies de *E. onosmifolium* y, especialmente, de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*) podrían dificultar esta separación (STEBBINS, 1970). En este sentido cabe aún hacer otra precisión. A diferencia de *E. decaisnei* y *E. callithyrsum*, en las dos subespecies de *E. onosmifolium*, y especialmente en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, la quinta antera suele conservar buena parte de su contenido polínico durante el estadio 5. Quizá este hecho pueda provocar que en ambos táxones sea algo mayor la probabilidad de que se produzca autogamia durante las etapas finales de la floración. Este mecanismo permitiría que en las etapas previas la flor fuera polinizada con polen procedente de otras flores, otorgando de este modo prioridad a los alo-cruzamientos pero, en caso de que éstos no llegasen a suceder, se “garantizaría” su polinización autógena.

Este tipo de estrategias para evitar interferencias entre las funciones masculina y femenina de la flor son bastante comunes entre las angiospermas (LLOYD & YATES, 1982; BERTIN & NEWMAN, 1993). Su incidencia sobre los sistemas de cruzamiento es enorme pues afecta tanto a la función femenina (p.e. disminuyendo la presencia estigmática de auto-polen y, por lo tanto, la probabilidad de auto-fecundación) como a la masculina (p.e. evitando que parte del polen se quede “atrapado” en el estigma de la propia flor y, por lo tanto, promoviendo la alogamia). Sin embargo, su incidencia sobre los sistemas de cruzamiento (tasa de auto/alogamia) sólo puede valorarse en el conjunto de las flores de un individuo y de acuerdo con el comportamiento de los visitantes. Esto es cierto especialmente en especies como las nuestras, en las que la gran cantidad de flores abiertas por inflorescencia suele provocar un alto número de cruces geitonógamos (ver apartado 4.5.6.; WASSER & PRICE, 1981; WYAT, 1982; WASER, 1983; DEVLIN & STEPHENSON, 1984; ANDERSSON, 1988; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; BRUNET & CHARLESWORTH, 1995; KEASAR *et al.*, 1997; ORT & WADDINGTON, 1997; BARRETT, 2003; ROUTLEY & HUSBAND, 2003; BRUNET & SWEET, 2006).

4.5.5. SIGNIFICADO FUNCIONAL DE LOS CAMBIOS DE COLOR A LO LARGO DEL CICLO FLORAL EN *E. DECAISNEI*

En general, las flores de cualquier color atraen regularmente a un amplio espectro de visitantes e, inversamente, la mayoría de los visitantes florales suelen aproximarse a flores de un amplio rango de colores (WASER, 1983). Por este motivo, las plantas han de proveerse de mecanismos para reforzar la respuesta selectiva de determinados visitantes hacia sus propios colores. Dentro de su rango de percepción, dichos visitantes poseen una capacidad de aprendizaje que les permite elegir aquéllos colores que, de acuerdo con su experiencia, les son más beneficiosos (KEVAN, 1972; FRISCH, 1984; CHITTKA & WASER, 1997). Basándose en ello, muchas plantas han desarrollado estrategias de atracción en las que el color actúa como reclamo a distancia, aunque en último término éste reclamo funciona porque está asociado a una recompensa (WADDINGTON, 1983; WASER, 1983).

Como ya hemos visto, en *E. decaisnei* se producen cambios simultáneos de color y recompensa asociados a las diferentes fases sexuales de la flor. Estos cambios son comunes en muchos otros táxones y normalmente se interpretan como mecanismos para dirigir a los visitantes hacia las flores con recompensa y/o evitar que visiten aquéllas que no poseen polen viable y/o estigmas receptivos (GOTTSBERGER, 1971; WASER & PRICE, 1981; BEST & BIERZYCHUDEK, 1982; GORI, 1983; WASER, 1983; CASPER & LA PINE, 1984; DEVLIN & STEPHENSON, 1985; LAMONT, 1985; GORI, 1989; ROBERTSON & LLOYD, 1993; NE'EMAN & NESHER, 1995; LUNAU, 1996; MELÉNDEZ-ACKERMAN, 1997; ORT & WADDINGTON, 1997; WEISS & LAMONT, 1997; OBERRATH & BÖEHNING-GAESE, 1999; ZOLLER *et al.* 2002; IDA & KUDO, 2003; SUN *et al.*, 2005). Al igual que en *E. decaisnei*, normalmente en estos casos la recompensa que ofrecen las flores también suele ser mayor y/o mejor durante el período previo a la polinización

y, en el caso de las especies protándricas, durante la fase masculina. Por ejemplo, uno de estos táxones es *E. vulgare*. Pues bien, se ha demostrado que sus polinizadores son capaces de establecer la asociación entre reclamos y recompensas y, como consecuencia de ello, visitan preferentemente las flores en fase masculina, que son las que producen una mayor cantidad de néctar (KLINKHAMER & DE JONG, 1990).

Son varias las ventajas que plantas y polinizadores obtienen con este sistema (WASER, 1983; GORI, 1989; LUNAU, 1996; WEISS & LAMONT, 1997). Para los polinizadores aumenta la eficacia de sus visitas, pues se dirigen con mayor precisión hacia las flores con recompensa. Esto a su vez incrementa la probabilidad de que visiten más flores antes de abandonar la planta y/o realicen nuevas visitas (WADDINGTON, 1983; WASER, 1983). Por su parte, el incremento del número de visitas de los polinizadores puede tener importantes consecuencias sobre el potencial reproductivo de las plantas, pues en general supone una mayor seguridad de ser visitadas y un incremento en el número y eficiencia de las polinizaciones (WASER, 1983; HARDER & BARRETT, 1995; SNOW *et al.*, 1996). Esto a su vez conlleva ventajas (p.e. una mejora de las funciones masculina mediante la liberación de más polen de la planta, y/o femenina, si con ello se consigue un aumento en la calidad/ cantidad de las semillas), pero también desventajas (p.e. el incremento de cruces geitonógamos, ver próximo apartado) (KLINKHAMER *et al.*, 1994).

4.5.6. SIGNIFICADO FUNCIONAL DE LA RETENCIÓN DE LAS COROLAS MARCHITAS

En los cuatro táxones se ha observado que, tras marchitarse, las corolas no se desprenden inmediatamente del cáliz sino que suelen permanecer unidas a él durante un cierto tiempo. La retención de las corolas marchitas supone un esfuerzo energético para la planta, que se puede explicar si existe algún tipo de impedimento físico o fisiológico para desprenderse de ellas (ver referencias en WEISS & LAMONT, 1997; SUN *et al.*, 2005) y/o las plantas obtienen algún tipo de ventaja reteniéndolas.

Son tres las principales ventajas que podría tener la retención de este tipo de corolas:

1. Que se trate de una forma de incrementar el tamaño del despliegue floral y, por lo tanto, la atracción que las flores ejercen sobre los polinizadores a larga distancia (CASPER & LA PINE, 1984, con referencias; LAMONT, 1985; GORI, 1989; NE'EMAN & NESHER, 1995; DAFNI & KEVAN, 1997; ORT & WADDINGTON, 1997; ZOLLER *et al.* 2002; SUN *et al.*, 2005). Sin embargo, para que esta estrategia sea efectiva es necesario que una vez situados en las proximidades de la flor existan señales que indiquen a los polinizadores dónde está la recompensa. De no ser así, estos podrían perder demasiado tiempo y energía explorando flores marchitas, sin recompensa, y posiblemente terminarían por dejar de visitar este tipo de plantas. En el caso de *E. decaisnei*, este problema puede verse resuelto si, según la hipótesis expuesta en el apartado anterior, los cambios de color de las flores actuaran como mecanismos para dirigir a los visitantes hacia las flores con recompensa (ver también LAMONT, 1985; GORI, 1989; OBERRATH & BÖEHNING-GAESE, 1999; SUN *et al.*, 2005). Pero además, en cualquiera de las cuatro especies estudiadas, existe otra solución: que la retención de corolas actúe como un mecanismo que disminuya la eficacia de las visitas de los polinizadores (ver a continuación).

2. En efecto, la segunda de las posibles ventajas que tiene la retención de corolas marchitas es que puedan disminuir la eficacia de las visitas de los polinizadores y, por lo tanto, actuar como un mecanismo para evitar que estén demasiado tiempo en la misma planta (IDA & KUDO, 2003). De esta manera se conseguiría una reducción en el número de visitas florales sucesivas de un mismo polinizador y con ello una mejora del potencial reproductor a través de la función masculina.

Los tajinastes son especies que desarrollan grandes despliegues florales en cada inflorescencia. En general, este hecho suele favorecer que los polinizadores visiten un mayor número de flores secuencialmente, lo que a su vez incrementa la probabilidad de cruces geitonógamos (HARDER & BARRETT, 1995). En este contexto, los mecanismos capaces de disminuir el número de flores visitadas sucesivamente por un polinizador tras una aproximación sin que con ello se produzca una reducción del número total de aproximaciones distintas, pueden constituir una estrategia efectiva para incrementar la tasa de xenogamia (SUN *et al.*, 2005). Es posible que en nuestras especies la retención de corolas marchitas (en su doble función, como refuerzo de la señal de atracción y como sistema para reducir la eficacia de las visitas) y, en el caso de *E. decaisnei*, los cambios simultáneos de color y recompensa florales, constituyan uno de dichos mecanismos.

Como hemos señalado en el apartado anterior, en último término cualquier valoración realista sobre las consecuencias de los cambios florales pasa por considerar la flor en su entorno inmediato (por ejemplo, la estructuración espacio-temporal de la oferta floral y de las recompensas, la disposición de las flores en la inflorescencia y la forma de desarrollo de ésta - WADDINGTON & HEINRICH, 1979, BEST & BIERZYCHUDEK, 1982; WYATT, 1983; MEJÍAS, J. A. 1994; BRUNET & CHARLESWORTH, 1995; SNOW *et al.*, 1996; ARISTA *et al.*, 1999; TORRES & GALETTO, 1999) y cercano (p.e. si dentro de un individuo sus inflorescencias se desarrollan sincrónicamente o no, la densidad pobla-

cional, etc... -BRUNET & SWEET, 2006-). A pesar de las dificultades intrínsecas de este tipo de estudios, creemos que las consecuencias reproductivas que los mecanismos de este tipo pueden tener sobre el éxito reproductivo de las especies, justifican su estudio más detallado.

3. Que se trate de una forma de aprovechar los elementos que forman las corolas, mediante traslocación de sus nutrientes hacia frutos y/o semillas en desarrollo (CASPER & LA PINE, 1984; CORBET & DELFOSSE, 1984; LAMONT, 1985; GORI, 1989; WEISS & LAMONT, 1997 con referencias). Esta posibilidad puede ser especialmente necesaria en hábitats con escasez de nutrientes, como suele ser el caso de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*.

Finalmente, a título meramente informativo, queremos señalar que existe otra causa que puede provocar la retención de corolas marchitas en el género *Echium*: la presencia de parásitos en el interior de las flores y, concretamente, de la larva del escarabajo *Meligethes planiusculus* (CORBET, 1978b). A diferencia de las anteriores, se trata de una causa de naturaleza puntual. En las poblaciones naturales de los distintos tajinastes es relativamente frecuente encontrar larvas en el interior de las flores y a veces también en el tallo y las ramas. Las flores ocupadas por dichas larvas, cuya identidad desconocemos, suelen desarrollarse de manera anómala o abortar. En este último caso las corolas son retenidas mucho tiempo después de haberse marchitado.

4.5.7. DISPERSIÓN

En las cuatro especies estudiadas las semillas raramente se desprenden del cáliz por lo que, de acuerdo con BRAMWELL (1972a), consideramos que la unidad básica de dispersión son los frutos y no las semillas. De acuerdo con nuestras observaciones, la mayor parte de los frutos se dispersan de manera gra-

vitacional bajo la planta madre, aunque una minoría es dispersada por el viento. Estas observaciones coinciden con las que realizaron MARRERO *et al.* (1998 y 2000) en *E. acanthocarpum*.

Existen dos características del fruto que podrían actuar como promotores de su dispersión anemócora:

1. El carácter acrescente del cáliz. Al igual que sucede en otras especies de Boragináceas (JOHNSTON, 1953 y 1954; LEMS & HOLZAPFEL, 1968b; GIBBS, 1971; BRAMWELL, 1972a; CASPER & WIENS, 1981; LÖNN, 1990), paralelamente al proceso de maduración de las semillas, tanto en *E. decaisnei* como en *E. callithyrsum*, se produce la acrecencia del cáliz (BRAMWELL, 1972a). Diferentes autores (BRAMWELL, 1972a y 1986; EHRENDORFER, 1979; LÖNN, 1990) opinan que en este tipo de frutos, el incremento en la superficie de los sépalos puede ser una adaptación para la dispersión anemócora, pues incrementaría de la capacidad de flotación del fruto en las corrientes de aire.

2. En las cuatro especies estudiadas se han encontrado indicios de que existe una aborción sistemática de óvulos y/o cigotos. Este hecho supondría una disminución del peso del fruto y con ello una mejoría de su capacidad de flotación (CASPER & WIENS, 1981; CASPER, 1984).

Además de las anteriores, debemos considerar otra opción, que la naturaleza espinosa del cáliz funcione como un mecanismo para facilitar su dispersión exozoócora. (EHRENDORFER, 1979; LÖNN, 1990). En nuestra opinión, hay dos factores que apoyan esta posibilidad: 1. la gran facilidad con la que el cáliz puede anclarse a distintas superficies (para comprobarlo basta con pasear por medio de un tajinastal); y 2. la frecuente presencia de pájaros en estas plantas (que incluso suelen anidar en sus ramas) lo que, unido a la facilidad de engan-

che de los frutos a sus plumas, podría hacer de ellos un buen vector de dispersión.

Dado que la mayoría de los frutos se dispersan barócoramente bajo la planta madre, es de esperar un escaso flujo génico a través de las semillas. En este sentido, la posibilidad de que algunos de dichos frutos consigan dispersarse anemócora o exozoócoramente a media o larga distancia podría significar un importante refuerzo para el mantenimiento de un cierto flujo génico intra e interpoblacional (SLATKIN, 1985 y 1987).

4.5.8. FENOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LOS TÁXONES

Si se comparan los resultados obtenidos en las cuatro especies, se observan tres diferencias que distinguen a *E. decaisnei* de los tres táxones de *Virescentia*:

1. La floración de *E. decaisnei* comienza entre dos y tres meses antes que la de los táxones de *Virescentia*.
2. En esta especie se produce una segunda floración que suele afectar a la mayoría de los individuos de todas sus poblaciones y, con frecuencia, incluso una tercera y una cuarta floración de intensidad menor. En los táxones de *Virescentia* sólo tiene lugar una segunda floración, que no suele afectar sino de manera puntual a algunos individuos de cada población. En el caso de *E. plantagineum* BURDON *et al.* (1988) han descrito la existencia de un segundo período de floración, de menor intensidad que el primero y asociado con la presencia de lluvias puntuales.
3. Mientras que en *E. decaisnei* las floraciones secundarias consisten en el desarrollo de nuevas inflorescencias, en los táxones de *Virescentia* la

segunda floración consiste en la floración tardía de las ramas basales de las inflorescencias florecidas durante la primera floración.

Con respecto a la duración de los períodos de floración, fructificación y dispersión de las semillas, aunque los resultados muestran que estos son mucho más largos en el caso de *E. decaisnei*, es preciso señalar que este resultado puede ser un artificio provocado por el tipo de tratamiento de los datos. Debido a la presencia casi ubicua de *E. decaisnei* en Gran Canaria (figura 2.4.1.) y la variabilidad de las condiciones ambientales (especialmente las climatológicas) que caracterizan a esta isla (ver Capítulo 2, apartado 2.4.1.), incluso en un mismo año pueden existir importantes desfases fenológicos entre sus distintas poblaciones (p.e. LEMS & HOLZAPFEL, 1971, han descrito un caso similar en *E. leucophaeum*). Al llevar a cabo un análisis conjunto de los datos procedentes de todas poblaciones, esto se traduce en una prolongación de cada uno de los períodos fenológicos más allá de lo que suele ser habitual en cualquiera de ellas. Las poblaciones de los otros tres táxones ocupan hábitats más homogéneos y, por lo tanto, es de prever que las consecuencias de este tipo de tratamiento de los datos sean menos importantes.

Las diferencias en el inicio y la duración de los períodos fenológicos pueden tener importantes consecuencias sobre la abundancia y composición de los polinizadores (DE LA BANDERA & TRAVESET, 2005). Por ejemplo, en el caso de las especies macaronésicas de *Echium*, DUPONT & SKOV (2004) encontraron que su distribución geográfica es el único predictor adecuado de la riqueza de especies de abejas que los visitan. Además del efecto *per se* que tiene la amplitud del rango geográfico sobre la riqueza de visitantes, las autoras coinciden en señalar que dicha relación probablemente también se deba a que el aumento de la amplitud geográfica provoca un aumento del período fenológico que abarcan en conjunto las poblaciones de un mismo taxon.

Por lo demás, los cuatro táxones comparten diversas similitudes. Por ejemplo, entre el inicio de un período de floración y el de su correspondiente fructificación, así como entre éste y el de su dispersión, suele mediar un período de aproximadamente un mes y medio, que es el tiempo promedio que tardan las inflorescencias en desarrollarse. Asimismo, en los cuatro táxones el período de descanso vegetativo coincide en los meses de agosto y septiembre, que son los más secos (aunque en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* este período comienza a finales del mes de junio, es decir, un poco antes que en el resto). Esta etapa termina a comienzos del mes de octubre cuando, aprovechando las primeras lluvias, las plantas inician un período de crecimiento vegetativo con el desarrollo de nuevos primordios foliares.

4.6. CONCLUSIONES

* La disposición de los componentes del androceo en relación a los de la corola determina la organización espacial de la estructura floral. Dicha organización se basa en la existencia de un *estrechamiento* en la base del tubo de la corola, que determina la división interna de ésta en dos compartimentos: una *cámara interior* en la zona proximal y un *recibidor* en la mitad distal. En este sentido cabe destacar que entre *E. decaisnei* y los tres táxones estudiados de la sección *Virescentia* existen importantes diferencias en la estructura del *estrechamiento*, que afectan a la arquitectura general de la flor.

* En las cuatro especies estudiadas las anteras disponen de una amplia capacidad de giro sobre sus filamentos. Se considera que este hecho unido la propia disposición de los filamentos en la flor y a la sinorganización de corola y androceo, configuran toda una oferta de posibilidades para la presentación y deposición del polen. Dadas las importantes diferencias estructurales entre la flor de *E. decaisnei* y la de los táxones de *Virescentia*, esto podría suponer la existencia de

diferentes mecanismos de recogida/deposición del polen entre ellos. Además, por primera vez se declara la existencia de *pollen basket* en estas especies.

* Los estadios fenológicos definidos para los cuatro táxones coinciden en líneas generales entre sí, así como con los descritos para otras especies del género. No obstante, las diferencias que mantienen en su fenología intrafloral, permiten diferenciar con claridad a *E. decaisnei* y *E. callithyrsum* entre sí y con respecto a las dos subespecies de *E. onosmifolium*, pero no a *E. onosmifolium* de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

* Entre los distintos táxones y, dentro de cada uno, a lo largo del ciclo floral, existen claras diferencias en la disposición de los lóbulos de la corola, en función de las cuales se han definido dos patrones principales: el de tipo “corola desplegada”, que caracteriza a *E. decaisnei*, y el de tipo “corola cerrada” propio de los táxones de *Virescentia*. Dentro de cada taxon, con independencia del tipo de patrón que posea, los lóbulos de la corola presentan una disposición más abierta durante el estadio 3 que en el estadio 5.

* *E. decaisnei* es una especie protándrica de carácter no estricto. Los marcadores macromorfológicos ofrecen indicios de que *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* también lo son. En todos ellos se considera que la dicogamia consta de dos aspectos: la separación temporal de la madurez de androceo y gineceo, y un movimiento paralelo de los filamentos estaminales y el estilo, que provoca la separación espacial de las anteras y el estigma. En este sentido *E. decaisnei* se diferencia claramente de los tres táxones de *Virescentia* porque en él el movimiento de los estambres es de curvatura hacia el exterior de la corola, mientras que en los últimos es de retorcimiento hacia el interior. Se considera que el mecanismo de protandria de *E. decaisnei* probablemente es más efectivo que el de los táxones de *Virescentia*.

* Cada taxon se caracteriza por un patrón de cromatismo floral propio, que se define en virtud de tres componentes: 1. el tipo de color presente en los distintos órganos florales; 2. la manera en la que dicho color se distribuye sobre ellos; y 3. el modo en el que cambia a lo largo del desarrollo de la flor (heterocromía fenológica). Este patrón coincide con las regiones que se definen en la flor cuando, sobre la base de su desarrollo ontogénico, se la considera como una forma conjunta de organización de los pétalos y los estambres. Así:

1- En la *región basal* de la corola u *holosintapétala* el color es invariablemente blanco.

2- En la *región de inserción de los estambres* o *hemisintapétala* el color puede variar, según los táxones, entre individuos y/o a lo largo del desarrollo de la flor, en una gama que va del blanco al púrpura.

3- En la *región superior* de la corola o *apostapétala* es donde aparece la mayor diversidad de colores. Estos se distribuyen según una serie de patrones que son característicos para cada taxon y que pueden variar entre individuos, pero generalmente no dentro de ellos. En relación con ello, se han definido seis tipos diferentes de distribución del color. En el grupo de táxones estudiados, el color de esta región de la corola puede ser blanco o abarcar toda una gama desde el rosa hasta el azul genciana, incluyendo un conjunto intermedio de fucsias, lilas y diversos azules.

Con respecto a la heterocromía fenológica, cabe destacar tres aspectos:

1- Sólo se produce de manera sistemática (es decir, de la misma manera en todas las flores de la inmensa mayoría de los individuos) en *E. decaisnei*. En *E. callithyrsum* estos cambios suceden regularmente pero siguiendo una pauta muy variable según los individuos, mientras que en las dos subespecies de *E. onosmifolium* dichos cambios suceden sólo de manera esporádica, sólo en algunos individuos.

2- Se trata de cambios unidireccionales.

3- Con respecto a la dirección de estos cambios, existe una diferencia entre *E. decaisnei* y las tres especies de la sección *Virescentia*: mientras que en la primera los cambios de color en la región apostapétala de la flor siempre suceden desde el azul hacia el rosa, dichos cambios siempre tienen un sentido contrario en las segundas (es decir, del rosa hacia el azul).

* Se han identificado dos tipos de recompensas, polen y néctar. Ambas experimentan variaciones a lo largo del ciclo floral, de acuerdo con las fases sexuales de la flor.

- Polen. Las cuatro especies producen cantidades ingentes de polen. En todas ellas se observa un claro decremento en el contenido polínico de las anteras entre los estadios 3 y 5 de la flor.

- Néctar. En *E. decaisnei* se han detectado diferencias significativas en el volumen de néctar según el sexo de las flores y su estadio fenológico. Según ellas, la producción de néctar es mayor en las flores hermafroditas y/o durante el estadio de flor masculina, que en las flores pistiladas y/o durante la fase fe

Capítulo 5

Sistemas de cruzamiento

“The results of this study emphasize the complex nature of plant mating systems, in which mating occurs through several different modes, and the relative contributions of each may vary substantially in response to physical characteristics of populations as well as key aspects of floral morphology. Because there are diverse selection pressures acting on the mating system as a whole, experimental approaches that decompose the mating system into its individual components and more directly identify their effects on fitness should provide a clearer understanding of reproductive evolution” (HERLIHY & ECKERT, 2004).

*A Chispa,
mi infatigable compañero de muestreos*

5.1. INTRODUCCIÓN

Sistemas de cruzamiento

Los patrones de cruzamiento (o “quién se cruza con quién y con qué frecuencia”, BARRETT *et al.*, 1997; pero ver también NEAL & ANDERSON, 2005) son los que determinan la transmisión genética entre generaciones y, por lo tanto, el comportamiento de los genes en las poblaciones y la estructura genética de éstas. Recíprocamente los sistemas de cruzamiento se encuentran sometidos al control genético de las mismas estructuras que a su vez determinan (HAMRICK & GODT, 1989; DAFNI, 1992; BARRETT *et al.*, 1997; RICHARDS, 1997). Por eso, su estudio resulta fundamental a la hora de diseñar estrategias adecuadas para la conservación de las especies (ver Capítulo 1; NEEL *et al.*, 2001; QUILICHINI *et al.*, 2001; NEEL, 2002)

De acuerdo con el origen del polen se distinguen dos tipos principales de sistemas de cruzamiento (RICHARDS, 1997): *autogamia*, si el polen procede de la misma flor, y *alogamia*, si el polen procede de otra flor. En este último caso, si esa flor pertenece al mismo individuo se habla de *geitonogamia* y si pertenece a un individuo diferente se habla de *xenogamia*. Por consiguiente, tanto mediante autogamia como a través de geitonogamia se producen cruces de un individuo consigo mismo (auto-cruces), mientras que los cruces entre individuos diferentes se producen exclusivamente por xenogamia (xeno- cruces). De todos los parámetros reproductivos, la tasa de auto/alogamia es posiblemente el que posee una mayor influencia en la estructura genética de las poblaciones (BARRETT & KOHN, 1991). Esta tasa no es inmutable, sino que depende de diversos factores, por lo que en la mayoría de las especies suele presentar un amplio rango de variabilidad (SCHEMSKE & LANDE, 1985; HAMRICK, 1982 y 1989; BARRETT & ECKERT, 1990; BARRETT & KOHN, 1991; HENDRIX & KYHL, 2000; ELLE & CARNEY, 2003; DUPONT *et al.*, 2004b).

Sólo las flores hermafroditas pueden llegar a desarrollar mecanismos de autofertilización (*autogamia*), mientras que el resto requiere de un vector para realizar el transporte del polen (PROCTOR *et al.*, 1996; RICHARDS, 1997). En el caso de las especies macaronésicas del género *Echium* se considera que en condiciones naturales la polinización está mediada principalmente por vectores (ver Capítulo 4, apartado 4.1.), aunque en algunas de ellas se ha comprobado que puede llegar a producirse autogamia (BRAMWELL, 1972a; OLESEN, 1988).

Por otro lado, muchas especies vegetales poseen la capacidad de reproducirse asexualmente. Este fenómeno, que se conoce con el nombre de *apomixia*, puede producirse mediante reproducción vegetativa y/o a través de la formación de semillas sin fecundación. En este último caso se habla de *agamosperma* (RICHARDS, 1997).

Depresión por endogamia

Las ventajas de la auto-fertilización como sistema de cruzamiento se ponen de manifiesto tanto en el elevado número de táxones en los que tiene lugar, como en el hecho de que evolutivamente es una estrategia por la que, a partir de sistemas de cruzamiento de tipo xenógamo, han optado múltiples táxones (ORNDUFF, 1969; STEBBINS, 1970; WYATT, 1983; HOLSINGER, 1992). Sin embargo, la auto-fertilización también tiene importantes desventajas. La evidencia empírica demuestra que normalmente la progenie procedente de auto-fertilizaciones posee un menor potencial adaptativo (normalmente menor vigor y/o menor fertilidad) que la derivada de xeno-fertilizaciones (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; HOLSINGER, 1992; HUSBAND & SCHEMSKE, 1996; MELSER *et al.*, 1999). Este fenómeno es similar al que se produce cuando los cruzamientos son xenógamos pero suceden entre parien-

tes muy próximos (p.e. en poblaciones de pequeño tamaño), y recibe el nombre de depresión por endogamia (FALCONER, 1990).

Se considera que la depresión por endogamia es una de las principales fuerzas en la evolución de los sistemas reproductivos de las plantas (SARGENT *et al.*, 2006 y referencias en él). Se trata de un fenómeno casi universal, que puede manifestarse en diversos caracteres a lo largo de todo el ciclo floral (DARWIN, 1876 y 1877; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; CHARLESWORTH, 1989; HOLSINGER, 1992), y cuyas consecuencias no siempre son claramente diferenciables de las originadas por la existencia de sistemas de auto-incompatibilidad tardía (ver más adelante). Aunque sus bases genéticas no están claras, parece que es consecuencia del incremento de los niveles de homocigosidad asociados con la endogamia (BARRETT & KOHN, 1991). Sin embargo, dado que la endogamia favorece la expresión de alelos deletéreos recesivos en homocigosis, también favorece la purga de dichos alelos. Por lo tanto, si es superada, la depresión por endogamia puede conducir a la selección de tipos muy bien adaptados y con unos niveles de depresión por endogamia bajos, aunque carentes de la variabilidad genética necesaria para hacer frente a cualquier cambio que pudiera producirse en él, es decir, carentes de flexibilidad evolutiva a largo plazo (WYATT, 1983; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987).

Además de la depresión por endogamia, la auto-fecundación puede tener otras consecuencias negativas sobre el potencial reproductivo de las especies, tanto si éstas son auto-compatibles, como si son auto-incompatibles (KLIN-KHAMER *et al.*, 1994; SNOW *et al.*, 1996; OHASHI & YAHARA, 1998). En el caso de las especies auto-compatibles el principal problema suele derivar de la reducción de la cantidad de polen disponible para cruces xenógamos, mientras que en el caso de especies auto-incompatibles existen además diversos efectos negativos en relación con la función femenina, como provocar una disminución de la cantidad de polen compatible que llega a los estigmas, depositar

polen incompatible en ellos (reduciendo de paso la superficie disponible para recibir polen compatible), o generar problemas que impidan el normal desarrollo de tubos polínicos del polen compatible.

Mecanismos para evitar la auto-fertilización

Como consecuencia de las desventajas derivadas de la auto-fecundación, las plantas suelen proveerse de mecanismos para evitarla. DARWIN (1876, 1877) fue el primero en señalar que las adaptaciones de muchas plantas para asegurar los xeno- cruces podrían ser consecuencia de las ventajas selectivas derivadas de la evitación de la depresión por endogamia. El conjunto de mecanismos mediante los cuales se considera que las plantas evitan los auto-cruzamientos (o “mecanismos promotores de alogamia” -CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987-) se pueden resumir en tres grupos principales (EHRENDORFER, 1979; WYATT, 1983; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; SNOW *et al.*, 1996; BARRETT, 1998): 1. la separación de sexos en flores diferentes; 2. el desarrollo de sistemas de auto-incompatibilidad; y 3. la separación espacial (hercogamia) y/o temporal (dicogamia) de la donación del polen en el androceo y su recepción en el gineceo. Además de estos, existen otros mecanismos que, como veremos más adelante, más que evitar los auto-cruzamientos promueven los cruces de tipo alógamo.

Hay que señalar que aunque todos estos mecanismos contribuyen a establecer el nivel de auto/ alogamia de las plantas, no lo hacen de manera exclusiva, sino que existen otros factores determinantes, como el tamaño y la estructura poblacional (ORNDUFF, 1969; BURDON *et al.*, 1988; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; KLINKHAMER *et al.*, 2001) o la oferta floral del individuo (WYATT, 1982 y 1983; STEPHENSON & BERTIN, 1983; KLINKHAMER *et al.*, 1994; DE JONG *et al.*, 1999; BRUNET & CHARLESWORTH, 1995;

HARDER *et al.*, 2004). En este sentido, uno de los aspectos fundamentales que hay que tener presente en el estudio de los sistemas de cruzamiento, es que se trata de un proceso que depende del conjunto de las flores de un individuo y no de cada una de ellas individualmente (la unidad reproductiva del individuo no es la flor, sino la inflorescencia -HARDER, *et al.* 2004-), así como de la estructura poblacional y su contexto ecológico.

Además, la evolución de estos mecanismos no necesariamente tiene porqué responder únicamente a las presiones selectivas para reducir los niveles de depresión por endogamia. Como acabamos de comentar, en muchos casos pueden haber evolucionado en respuesta a una mejora de la capacidad reproductiva de las plantas a través de las funciones masculina (p.e. determinando la manera en la que el polen es recogido y desplazado) y femenina (p.e. fomentando la competencia entre granos de polen, a través de selección pre- y post-cigótica) (BAWA, 1980; STEPHENSON & BERTIN, 1983; WYATT, 1983; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1987; GIBBS, 1988; KLINKHAMER *et al.*, 1994; SARGENT *et al.*, 2006). En este sentido resulta conveniente volver a recordar la necesidad de entender cada organismo en su conjunto y en su contexto. Teniendo presentes estas consideraciones, a continuación se ofrece una breve revisión de los principales mecanismos para evitar la auto-fertilización.

a) Separación de sexos en flores diferentes

El hecho de que los recursos sean un bien limitado provoca que, durante el proceso sexual, las funciones masculina y femenina entren en un doble conflicto de intereses. Por una parte, como consecuencia de la competencia que se establece por esos recursos, y por otro lado, como consecuencia de las diferencias intrínsecas a la naturaleza de ambas funciones.

Las cargas reproductivas asociadas a la función femenina son muy superiores a las de la función masculina. Esto se traduce en el desarrollo de diferentes estrategias reproductivas entre ambas: debido a los menores costos de la función masculina, ésta incrementa su potencial reproductivo en la medida en la que aumentan sus posibilidades de fecundar con éxito un mayor número de óvulos (es decir, aumentando la producción de gametos y el éxito con que consiga distribuirlos), mientras que las importantes cargas reproductivas inherentes a la función femenina provocan que el potencial reproductivo de ésta se incrementa en la medida en la que consiga desarrollar con éxito un mayor número de cigotos (es decir, depende en mayor medida de la calidad de los cigotos que de su cantidad) (LLOYD & WEBB, 1977; WILLSON, 1979; STEPHENSON & BERTIN, 1983).

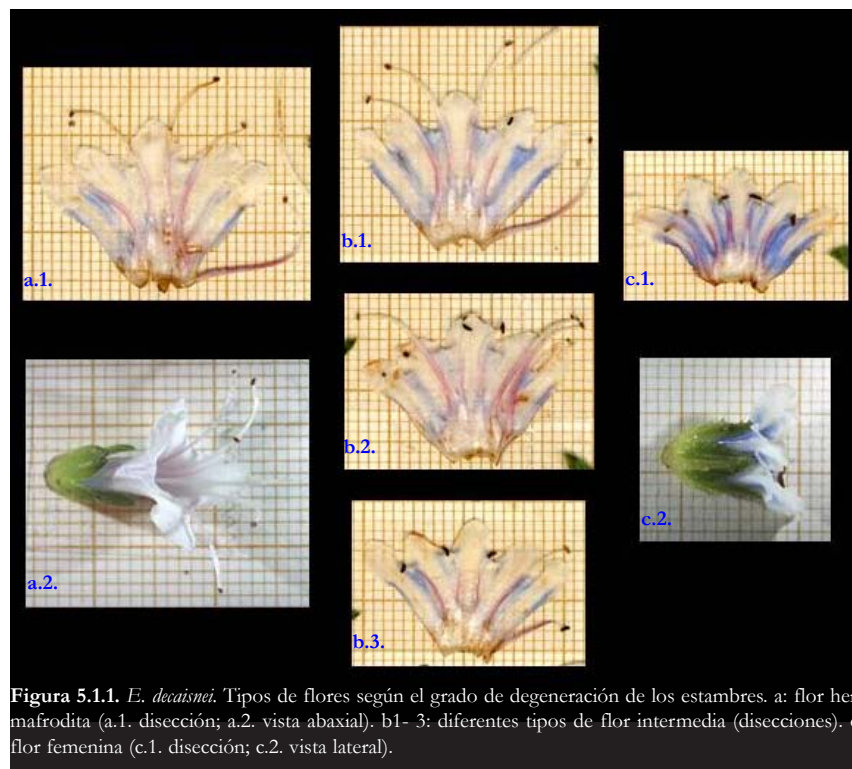
En la gran mayoría de los casos estos conflictos encuentran soluciones de convivencia en una misma flor, hermafrodita (90- 95% de las angiospermas - CHARLESWORTH, 2002-). Sin embargo, en otras ocasiones dichas soluciones han aparecido a través de la separación de las funciones masculina y femenina en flores diferentes, unisexuales. Cuando en un mismo individuo coexisten ambas funciones (en flores hermafroditas o unisexuales) se habla de *individuos hermafroditas* (también llamados “co-sexuales” o “perfectos”). Las especies en las que todos los individuos son hermafroditas se denominan asimismo hermafroditas, y se conocen como *especies diclinicas* aquéllas en las que no todos los individuos son hermafroditas (RICHARDS, 1997).

El género *Echium* se considera como un taxon principalmente hermafrodita, pero en el que es frecuente la ginodioecia y la ginomonoecia. La *ginodioecia* es la coexistencia en una misma población de individuos cuyas flores son hermafroditas con otros cuyas flores son exclusivamente femeninas. La *ginomonoecia* consiste en la existencia de individuos cuyas flores son exclusivamente hermafroditas, con otros cuyas flores son hermafroditas y femeninas (RICHARDS, 1997).

DARWIN (1887) fue el primero en describir la existencia de ginodioecia en el género *Echium*, concretamente en *E. vulgare*. En el grupo insular la primera referencia a este fenómeno fue realizada por DE COINCY (1903), quien lo reconoció en *E. giganteum*, *E. virescens* y *E. strictum*. Poco después SPRAGUE & HUTCHINSON (1914) añadieron a esta lista tres especies: *E. decaisnei*, *E. hierrense* y *E. aculeatum*. Posteriormente CAMUS (1937, en JOHNSTON, 1953) publicó un estudio sobre plantas cultivadas de *E. candicans*, en el que describió toda una variedad de formas de heteromorfismo sexual. El tema no fue retomado hasta la revisión que realizó BRAMWELL (1971) sobre los táxones macaronésicos, en la que describió la presencia de este fenómeno en seis nuevos táxones (BRAMWELL, 1971): *E. bonnetii*, *E. brevissime*, *E. webbii*, *E. leucophacum*, *E. onosmifolium* y *E. acanthocarpum*. Este autor (BRAMWELL, 1971 y 1972b), considera que la ginodioecia es uno de los motores principales de la allogamia en las poblaciones naturales del género *Echium* en Macaronesia. Nuestras observaciones indican que tanto la ginodioecia como la ginomonoecia son fenómenos ampliamente extendidos en los táxones macaronésicos del género, habiéndolos observado en muchas otras especies (*E. callithyrsus*, *E. onosmifolium*, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, *E. strictum*, *E. trist* y *E. sventenii*).

De acuerdo con BRAMWELL (1972a), según el grado de degeneración de los estambres en los táxones macaronésicos de *Echium* se pueden distinguir los siguientes tipos de flores (ver figura 5.1.1.):

1. Flores hermafroditas: todos los estambres se desarrollan con normalidad y el polen que producen es fértil.
2. Flores intermedias: en esta categoría se incluyen flores cuyos estambres presentan varios grados de degeneración, desde flores en las que unos son normales y otros rudimentarios, hasta flores en las que las anteras parecen normales pero contienen una alta cantidad de polen estéril. En estos casos, no se observa una reducción asociada en el tamaño de la



corola. En varias especies se ha observado la existencia de flores intermedias en inflorescencias tanto femeninas como hermafroditas. En estas flores dos ó tres estambres tienen un desarrollo normal mientras que los restantes son más cortos y poseen anteras atrofiadas que sólo contienen polen estéril.

3. Flores pistiladas con estambres rudimentarios: ésta es la forma más frecuente que adoptan las flores en los individuos femeninos. Todas las flores de un individuo son del mismo tipo: las corolas tienen un tamaño reducido y tanto las anteras como los filamentos, aunque siempre están presentes, se encuentran degenerados. Los filamentos son muy cortos y normalmente se encuentran incluidos dentro de la corola. Las anteras, que no dehiscen, son sagitadas y casi nunca contienen polen o, cuando lo tienen, no es viable.
4. Flores pistiladas sin estambres: en este tipo de flores los estambres abortan en fases muy tempranas del desarrollo de las yemas y están ausentes en las flores maduras. Hemos de señalar que nosotros nunca hemos encontrado flores de este tipo en ningún taxon del género *Echium*, por lo que es una categoría que no tendremos en cuenta.

El valor de la ginodioecia radica en que provee a las especies de un mecanismo flexible de xenogamia (BAKER, 1948). La ginodioecia posee una amplia distribución, con una incidencia muy escasa en la de los ecosistemas tropicales, mayor en las floras de zonas templadas y bastante importante en las islas oceánicas (RICHARDS, 1997; PÉREZ DE PAZ, 2002). Se conocen dos tipos de ginodioecia, denominados estable e inestable, que se diferencian por el tipo de control de la esterilidad masculina (ROSS, 1978; BAWA, 1980; CHARLES-WORTH, 2002). En la ginodioecia estable la esterilidad masculina está controlada por dos factores genéticos no ligados, uno bajo control citoplasmático y otro bajo control nuclear. Suele aparecer en familias en las que la dioecia es rara

(p.e. *Boraginaceae*), en general está ampliamente distribuida dentro de las especies y su frecuencia de aparición normalmente presenta poca variación a lo largo del tiempo. La ginodioecia inestable se caracteriza porque la esterilidad masculina está controlada por un único factor, que puede estar bajo control citoplasmático o nuclear.

Al contrario que la ginodioecia, la ginomonoecia está muy poco estudiada, hasta tal punto que con frecuencia este tipo de individuos se ignoran o se incluyen en los análisis como hermafroditas, y su incidencia sobre la tasa de auto/alagamia no está demasiado clara (ver COLLIN & SHYKOFF, 2003 y referencias en él).

b) Sistemas de auto-incompatibilidad

Los sistemas de auto-incompatibilidad se pueden definir como “mecanismos genético-fisiológicos que promueven la xenogamia y previenen que sucedan cierto tipo de fertilizaciones dentro de una especie” (ORNDUFF, 1969). Estos mecanismos pueden forzar o no a que los únicos cruces fértiles sean de tipo xeno- (se habla de auto-incompatibilidad total o parcial, respectivamente - WYATT, 1983-), y suelen llevar asociados la importante desventaja de una menor eficiencia reproductiva (RICHARDS, 1997).

Las reacciones de auto- incompatibilidad generalmente tienen lugar antes de la fertilización. Pueden deberse a la imposibilidad de los granos de polen para adherirse y/o germinar en el estigma, o a la imposibilidad de que los tubos del polen propio consigan desarrollarse completamente a través del estigma y/o del estilo (ORNDUFF, 1969; RICHARDS, 1997). No obstante existen algunos casos en los que estas reacciones tienen lugar tras la fertilización (CROWE, 1971; SCHOU & PHILIPP, 1994).

Estos sistemas se clasifican en homomórficos o heteromórficos, según si están asociados o no con cambios morfológicos entre los diferentes tipos sexuales (ORNDUFF, 1969; WYATT, 1983; GIBBS, 1986 y 1988; CHARLES-WORTH & CHARLESWORTH, 1987; RICHARDS, 1997):

1. Sistemas de auto- incompatibilidad homomórficos (S.I.H.). En este grupo se incluyen la mayoría de los sistemas de incompatibilidad conocidos. Se caracterizan por no estar asociados con cambios morfológicos. Están genéticamente controlados por series multialélicas (de los denominados alelos “S”), correspondientes a uno o más loci. Su modo de actuación se establece mediante factores de reconocimiento que actúan independientemente en el grano de polen y en el estigma o el estilo.
2. Sistemas de auto- incompatibilidad heteromórficos. Se caracterizan porque generalmente están asociados a determinadas características morfológicas, que pueden derivar en la coexistencia de dos o tres morfos distintos (distilia- tristilia), auto-incompatibles, pero compatibles entre sí. En la mayoría de los casos los morfos se diferencian por poseer una hercogamia recíproca, lo que se conoce con el nombre de heterostilia. El sistema de control genético es esporofítico, y se realiza a través de un supergen que se comporta como un factor mendeliano sencillo (dialélico). La reacción de auto- incompatibilidad puede tener lugar en la superficie estigmática o durante el desarrollo de los tubos polínicos.

En ambos sistemas puede suceder que la reacción de incompatibilidad no tenga lugar ni en la superficie estigmática ni durante el desarrollo del tubo polínico, sino en el ovario e incluso dentro del propio óvulo. En estos casos se habla de sistemas de auto-incompatibilidad tardía (SEAVEY & BAWA, 1986).

Dentro de la familia de las boragináceas se conoce la existencia de diversos tipos de sistemas de auto- incompatibilidad (p.e. heterostilia en *Amsinckia*, -

ORNDUFF, 1976; DULBERGER, 1993-, *Anchusa* –DULBERGER, 1970; BARRET, 1993-, o *Pulmonaria* - OLESEN, 1979-; sistemas de auto-incompatibilidad homomórfica en *Eritrichium* - PUTERBAUGH *et al.*, 1997-, *Borago*, *Myosotis* y *Symphytum*, -ver CROWE, 1971-; y sistemas de auto-incompatibilidad tardía en *Anchusa officinalis* -SCHOU & PHILIPP, 1994). Además, cabe destacar el caso de *Borago officinalis* (CROWE, 1971), especial porque en él se ha encontrado un mecanismo poligénico de retroalimentación que produce un incremento de la auto-esterilidad en la progenie de plantas que inicialmente eran autocompatibles.

Con respecto al género *Echium*, los resultados de los estudios llevados a cabo por BRAMWELL (1972b) en diferentes especies arbustivas del archipiélago canario indican que en ellas el sistema de cruzamiento consiste en una combinación de ginodioecia y auto-incompatibilidad homomórfica, y que ambos sistemas coexisten en una misma población reproductiva.

c) *Dicogamia*

Como ya vimos en el capítulo anterior (apartado 4.1. y 4.5.4.) se trata de un sistema de segregación sexual que aunque en un principio fue interpretado como un mecanismo para evitar la auto-fertilización, cada vez más se ha ido estudiando bajo la perspectiva de su función como promotor de la alogamia. Su incidencia sobre los sistemas de cruzamiento sólo puede valorarse en el conjunto de las flores de un individuo, principalmente entre las que conforman una misma inflorescencia, y en función con el comportamiento de los polinizadores (HEINRICH, 1979; BERTIN & NEWMAN, 1993; HARDER *et al.*, 2004). De acuerdo con nuestros resultados (ver Capítulo 4, apartado 4.5.4.) *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* pueden considerarse como especies protándricas de carácter no estricto.

Además de los mecanismos que acabamos de enumerar existen otros que no crean barreras para la auto-fertilización, sino que promueven los alo-cruzamientos. Entre ellos, cabe destacar el tamaño de las flores, el tamaño y número de flores de las inflorescencias y la estructura espacio-temporal de la oferta floral.

Aunque en el presente capítulo no se examinará el tamaño floral desde el punto de vista de su incidencia en los sistemas de cruzamiento, es preciso señalar que se trata de un factor que puede ser relevante. La importancia del tamaño floral sobre el tipo de cruzamiento reside en la influencia que puede llegar a ejercer sobre el comportamiento de los polinizadores y sobre la facilidad para que se pueda producir autogamia sin necesidad de vectores. Concretamente, el incremento en el tamaño de la flor suele estar asociado positivamente con un mayor atractivo para los polinizadores y, por lo tanto, con un incremento en la tasa de alogamia, mientras que la reducción del tamaño floral suele favorecer la autogamia (ver ELLE & CARNEY, 2003, y las referencias incluídas en él; ver también Capítulo 4, apartados 4.5.3.1. y 4.5.4.). No obstante, como hemos comentado anteriormente, a la hora de abordar la influencia de los caracteres florales en los sistemas de cruzamiento es preciso situar a las flores en su contexto: la inflorescencia.

Se considera que la evolución de las grandes inflorescencias, como son las de los tajinastes, está determinada por el equilibrio entre dos fuerzas antagónicas: la necesidad de incrementar la señal de atracción para los polinizadores, que favorece la selección de un mayor tamaño de las inflorescencias, y las limitaciones impuestas por el incremento de la geitonogamia que normalmente llevan aparejado estos aumentos del despliegue floral (FINER & MORGAN, 2003).

Estructuralmente las inflorescencias de los *Echium* se componen de un eje principal del que surgen un número variable de cimbras escorpioides o cincinos (BUYS & HILGER, 2003). Cada inflorescencia se desarrolla de manera secuen-

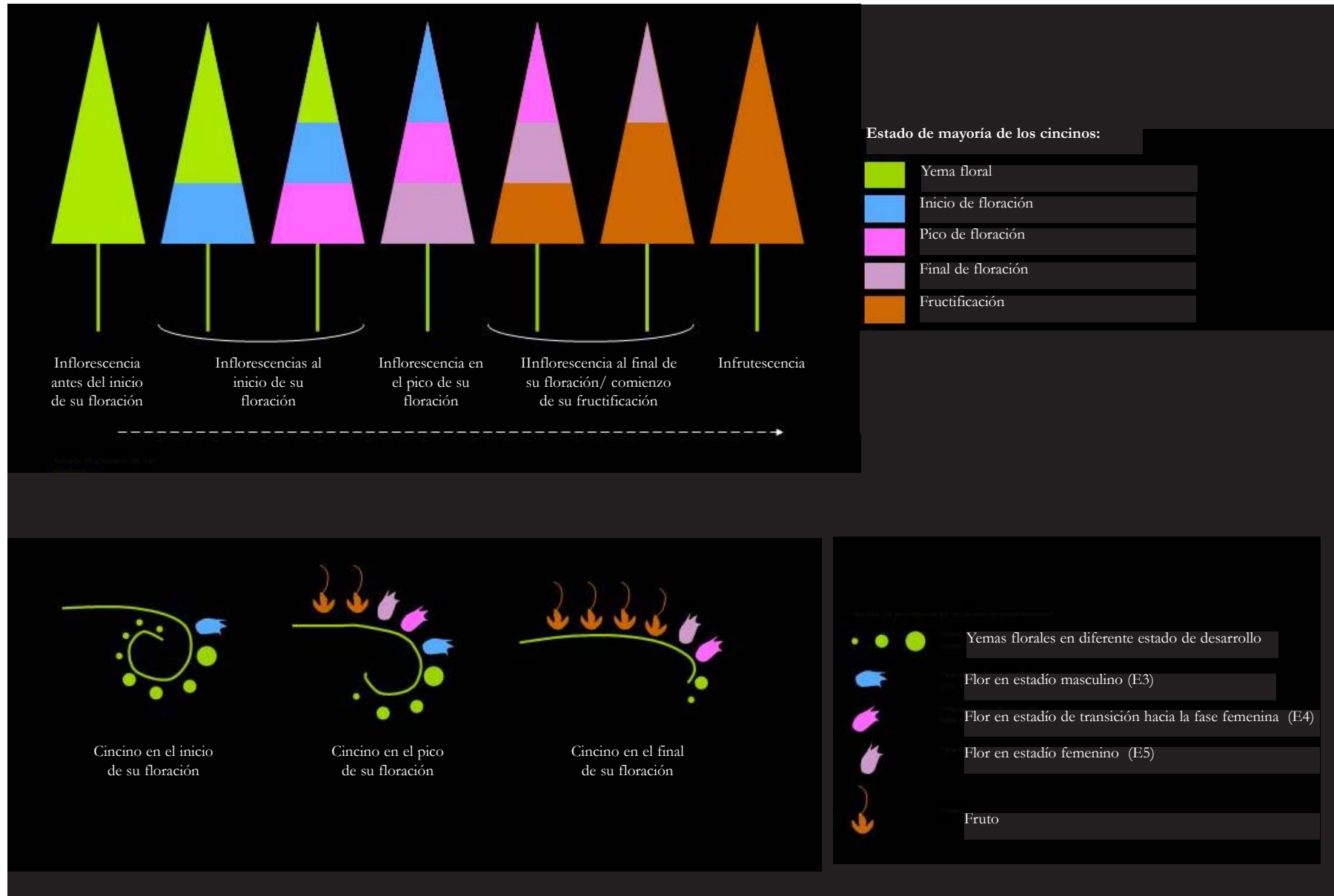
cial (acrópeto a lo largo de su eje principal y centrífugo a lo largo de los diferentes cincinos) pero las inflorescencias de un mismo individuo (obs. personales) se desarrollan de manera bastante sincrónica entre sí (figuras 5.1.2. y 5.1.3.). El desarrollo secuencial de las inflorescencias puede tener diversas consecuencias sobre el potencial reproductivo de las especies (STEPHENSON & BERTIN, 1983; KLINKHAMER *et al*, 1994; DE JONG *et al*, 1999; BRUNET & CHARLESWORTH, 1995; HARDER *et al*, 2004). Entre otras, puede reducir el riesgo de que se produzca una polinización deficiente durante períodos en los que la disponibilidad de polinizadores es incierta, así como provocar cambios temporales en la cantidad de polen donado y recibido por las flores y, por lo tanto, en su potencial adaptativo a través de las funciones masculina y femenina. Además, supone una prolongación del período de floración, lo que en general se traduce en una mayor probabilidad de que se produzcan cruces alógamos y, por otro lado, limita el número de flores abiertas simultáneamente, lo que puede contribuir a reducir la tasa de cruzamientos geitonógamos (DE JONG & KLINKHAMER, 1989; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; RADEMAKER *et al*, 1999).

A diferencia de la autogamia, la geitonogamia no asegura la reproducción. Se trata de un mecanismo que combina las propiedades ecológicas de la alogamia con las consecuencias genéticas de la autogamia (*sensu lato*) (LLOYD, 1992). Por ello, diversos autores la consideran como un subproducto no-adaptativo de algunos de los mecanismos de promoción de la alogamia (HARDER & BARRETT, 1995; KLINKHAMER *et al*, 2001; BRUNET & SWEET, 2006). La tasa de geitonogamia depende de muchos factores (HARDER & BARRETT, 1995; BRUNET & SWEET, 2006), relativos tanto a las características de los polinizadores (ver Capítulo 4, apartado 4.1.), como de las propias plantas (p.e. el tipo y cantidad de recompensas que ofrecen -DE JONG & KLINKHAMER, 1994; KLINKHAMER *et al*, 2001-, el tamaño y número de las inflorescencias y su oferta floral -BAWA, 1980; DE JONG & KLINKHAMER, 1994;

IWASA *et al*, 1995; OHASHI & YAHARA, 1998; GRINDELAND *et al*, 2005-, la propia complejidad de la estructura de la flor -OHASHI, 2002-) y del entorno en el que habitan (p.e. el tamaño o la densidad del núcleo de población o las especies acompañantes -KLINKHAMER & DE JONG, 1990; MAAD & REINHAMMAR, 2004; HERLIHY & ECKERT, 2004; GRINDELAND *et al*, 2005-) y, por lo tanto, sólo puede valorarse teniendo en cuenta todos estos factores y de manera independiente para cada caso (DE JONG & KLINKHAMER, 1994; HARDER & BARRETT, 1995; BARRETT, 2003).

Heterocromía floral

Como ya vimos en el capítulo anterior (apartados 4.4.4. y 4.5.3), se trata de un fenómeno presente en *E. decaisnei*, *E. callithyrsus*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. La heterocromía floral inter-individual es un fenómeno relativamente común dentro de las angiospermas, cuyo interés radica en que puede ser determinante del tipo de cruzamiento (KAY, 1978). Esto sucede cuando los polinizadores principalmente, pero también los depredadores (IRWIN *et al*, 2003), responden de manera diferencial a los distintos colores florales, prefiriendo o evitando alguno de ellos. Este comportamiento se traduce en un aumento o disminución de la tasa de visita floral según los tipos cromáticos y, por lo tanto, sobre el éxito reproductivo que obtienen los diferentes individuos a través de las funciones masculina y femenina (WASER & PRICE, 1981; STANTON, 1987a y b; STANTON *et al*, 1989; MELÉNDEZ-ACKERMAN, 1997; CLEGG & DURBIN, 2000; GIGORD *et al*, 2001; NIOVI & REITHEL, 2001; GALETTO *et al*, 2002; IRWIN & STRAUSS, 2005; PELLEGRINO *et al*, 2005). Debido a la importancia potencial de este fenómeno en la biología reproductiva de las especies, en el presente capítulo se completará el estudio descriptivo que sobre él iniciamos en el capítulo anterior, mediante la esti-



mación de su incidencia en las poblaciones naturales de los táxones que son objeto de nuestro estudio.

En el capítulo que iniciamos ahora se aborda el núcleo central del estudio que hemos realizado sobre los sistemas de cruzamiento de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. No obstante, existen determinados aspectos que ya han sido tratados o se tratarán más adelante. Concretamente, en el capítulo anterior se desarrollaron aspectos relativos al carácter dicógamo de estas especies, a sus diferentes formas de reclamo y recompensa, a la relación que presentan estas características entre sí, y a la manera en que varían conjuntamente durante la vida de la flor. Estos aspectos serán incorporados en el apartado de discusión del presente capítulo. Asimismo, en el Capítulo 8 se abordará el estudio de la alogamia mediante técnicas de análisis isoenzimático, cuyos resultados servirán para completar y volver a discutir los del capítulo actual.

5.2. OBJETIVOS

A lo largo del presente capítulo se intentarán conseguir los siguientes objetivos:

1. Realizar una primera aproximación a algunos de los aspectos fundamentales de los sistemas de cruzamiento de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Concretamente se pretende:
 - 1.a. Determinar el nivel relativo de auto/ alogamia de cada una de estas especies.
 - 1.b. Establecer su grado de auto- compatibilidad.

- 1.c. Valorar la incidencia que tiene el heteromorfismo sexual (especialmente la ginodioecia) y la heterocromía floral en sus poblaciones naturales.

- 1.d. Obtener una imagen general de sus principales mecanismos de promoción de la alogamia.

2. Determinar de qué manera el tipo de cruzamiento puede afectar al potencial reproductivo de estas especies y, por lo tanto, en qué medida podría comprometer su conservación.

5.3. MATERIAL Y MÉTODOS

5.3.1. ESTIMACIÓN DE LOS NIVELES RELATIVOS DE AUTO/ ALOGAMIA

Aunque hoy en día los métodos más comunes para estimar el grado de auto/ alogamia son los marcadores genéticos, la estrecha asociación que existe entre los niveles de alogamia y diversas características florales tales como el tamaño de la flor, el porcentaje de granos de polen por óvulo, o la separación temporal y espacial de androceo y gineceo, ha permitido el desarrollo de métodos indirectos (CRUDEN, 1977; DAFNI, 1992; RICHARDS, 1997).

En el presente trabajo se han empleado ambos tipos de métodos. Como ya se ha comentado en la introducción, en el Capítulo 8 se abordará el estudio de la alogamia mediante técnicas de análisis isoenzimático. A continuación nos centraremos en las estimas realizadas a través de métodos indirectos, concretamente mediante el cálculo de los índices P:O y OCI (CRUDEN, 1977). Las relaciones que mantienen ambos índices entre sí y con los distintos sistemas de cruzamiento se resumen en la tabla 5.3.1.

TABLA 5.3.1. Cuadro comparativo de las estimas predictivas de los sistemas de cruzamiento, elaboradas a partir de los índices de alogamia OCI y P:O (CRUDEN, 1977).

Tipo de sistema de cruzamiento según los valores del índice OCI (DAFNI, 1992)	ÍNDICE OCI	RANGO P:O (P ± S.E.)	Tipo de sistema de cruzamiento según los valores del <i>ratio</i> P:O (CRUDEN, 1977)
Cleistogamia	0	4,7 ± 7	Cleistogamia
Autogamia obligada	1	27,7 ± 3,1	Autogamia obligada
Autogamia facultativa	2	168 ± 22,1	Autogamia facultativa
Autocompatible, con cierta dependencia de polinizadores	3	797 ± 87,7	Xenogamia facultativa
Parcialmente auto-compatible, alógamo, con necesidad de polinizadores	4	5.859 ± 937	Xenogamia obligada

Nivel relativo de auto/alogamia mediante el índice P:O

El nivel relativo de auto/alogamia mediante el índice P:O (CRUDEN, 1977) se determina a través del cociente entre el número de granos de polen y de óvulos por flor. Este índice se ha calculado en los cuatro táxones a partir de las estimas de producción de granos de polen y óvulos por flor que fueron realizadas como parte del estudio de las recompensas florales (ver Capítulo 4, apartados 4.3.1.3. y 4.4.1.2.). El índice P:O se ha calculado dividiendo la producción media de granos de polen por flor (POL/FL) de cada taxon entre cuatro, que es el número constante de óvulos por flor en todos ellos.

Nivel relativo de alogamia mediante el cálculo del índice OCI

Este índice es el resultado de la suma de los valores asignados a tres de los caracteres florales con mayor repercusión en los sistemas de cruzamiento (a saber, el tamaño de la corola y la separación espacio-temporal de la madurez del androceo y del gineceo), mediante los siguientes criterios:

- 1. diámetro, según el cual se le otorgan los siguientes valores a la flor:
 - 0: si el ancho de la corola mide hasta 1 mm
 - 1: 1- 2 mm
 - 2: 2-6 mm
 - 3: mayor que 6 mm

2. separación temporal de la dehiscencia de las anteras y la receptividad estigmática, asignando los valores:

0: homogamia y protoginia

1: protandria

3. separación espacial de las anteras y el estigma, de acuerdo con los valores:

0: si se encuentran a la misma altura y el contacto entre ambos es posible

1: si se encuentran separados y su contacto es poco probable

Para calcular el diámetro, se han empleado flores hermafroditas de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En cada uno de los tres táxones de *Virescentia* se han empleado flores en estadios 3 (E3) y 5 (E5), mientras que en *E. decaisnei* todas las flores se encontraban en estadio 5 (ver Capítulo 4, apartado 4.4.3). Se han medido unas diez flores por estadio y población, en un total de dieciseis poblaciones de *E. decaisnei*, seis de *E. callithyrsum*, siete de *E. onosmifolium* y tres de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Cada una de estas flores procedía de un individuo diferente, elegido al azar dentro de la población. En total, el número de flores muestreadas fue de 158 en *E. decaisnei*, 105 en *E. callithyrsum* (34 en E3 y 71 en E5), 127 en *E. onosmifolium* (53 en E3 y 74 en E5), y 45 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (17 en E3 y 28 en E5) (Anexo IV- tabla 5.3.2).

A efectos de cálculo se ha considerado como *diámetro de la corola* al valor promedio de los dos diámetros frontales de la corola. Antes de efectuar las medidas, las flores fueron fijadas en F.A.A. durante 72h y posteriormente conservadas en etanol al 70%. Tras esta preparación, se fotografiaron frontalmente. Para ello se empleó un estereomicroscopio Olympus SZ-CTV con una cámara fotográfica digital Olympus DP10 acoplada. Sobre las imágenes obtenidas se midie-

ron los dos diámetros frontales de la corola (D1 y D2) de cada flor: D1 equivale a la distancia entre el extremo del lóbulo impar y el punto medio de la línea imaginaria que une los lóbulos gemelos; D2 representa la distancia en línea recta existente entre los extremos de los lóbulos laterales (figura 5.3.1.). Dichas medidas se realizaron con el programa Olympus Microimagen 4,0 (opción *trazo* de las *medidas manuales*). Las fotografías se realizaron situando en el primer plano de las flores (a la altura de los lóbulos de la corola) un papel milimetrado, que se empleó para calibrar el programa. Todas las medidas están expresadas en milímetros.

La determinación de la separación espacial y temporal de androceo y gineceo fue llevada a cabo de manera simultánea al estudio de la fenología intrafloral, y sus resultados se discuten en el Capítulo 4 (partado 4.5.4.). De acuerdo con ellos, se ha considerado a todos los táxones como potándricos y, por lo tanto, se les ha asignado el valor “1” a la variable *separación temporal de la dehiscencia de las anteras y la receptividad estigmática*.

Con respecto a la variable *separación espacial de las anteras y el estigma*, dado que los resultados obtenidos en los estudios de fenología intrafloral demuestran que este contacto es posible pero no con qué probabilidad de ocurrencia (ver Capítulo 4, apartado 4.5.4), se ha creído conveniente considerar independientemente los dos posibles valores contemplados en el índice para ella (0 y 1).

Análisis de datos

Los datos correspondientes a la medida de los diámetros frontales de la corola se han analizado por táxones, tratando de manera independiente las flores según su estadio fenológico (E3 o E5). Para cada uno de ellos, se ha realizado un estudio descriptivo de ambas variables (D1 y D2). Además, en los táxones de *Virescentia*, se ha llevado a cabo un análisis para contrastar en cada una



Figura 5.3.1. *Echium decaisnei*. Medición de los diámetros frontales de la corola (D1: diámetro mayor; D2: diámetro menor).

Tabla 5.3.3. Cruzamientos artificiales: grado de auto-compatibilidad. Número de individuos (N° ID) e inflorescencias (N° IF) empleados por taxon y tratamiento. En el caso de los tratamientos de polinización manual (cruces geitonógamos y xenógamos) se indica el número de flores polinizadas manualmente por inflorescencia (N° FL/ IF), y el número total de flores polinizadas por tratamiento (N° FL TOTAL). TX/ POB: táxones y poblaciones (EDTp: *E. decaisnei*, población cultivada procedente de la Degollada de Tasartico; ECUantj: *E. callithyrsum*, población cultivada procedente del Bco. de Antona; EOSPv: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, población cultivada procedente del Bco. del Portezuelo). Tratamientos: GEITO: geitonogamia; XENO: xenogamia; CONT- X: control con exclusión; CONT: control.

TX/ POB	N° ID	TRATAMIENTOS							
		GEITO			XENO			CONT-X (N° IF)	CONT (N° IF)
		N° IF	N° FL FL/ IF	N° FL TOTAL	N° IF	N° FL FL/ IF	N° FL TOTAL		
EDTp	5	5	50	250	5	50	250	5	5
ECUANTj	6	,	,	,	,	,	,	6	6
EOSPv	3	3	50	150	3	50	150	3	3

de ellas la igualdad de medias entre los estadíos 3 y 5. Para este análisis sólo se han empleado aquéllos individuos de los que se disponía de medidas de ambos tipos de flores, y se ha seguido el procedimiento detallado en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.). Por otro lado, en cada flor se ha calculado la media de ambos diámetros y, a partir de ella, el *diámetro promedio* para cada taxon y estadío fenológico. A este *diámetro promedio* se le ha asignado un valor acorde con las categorías de la variable 1 del índice OCI (“*diámetro*”). Finalmente, se ha calculado el valor de este índice para cada taxon y estadío fenológico. Como acabamos de explicar, se han considerado independientemente los dos posibles valores de la variable 3 (*separación espacial de las anteras y el estigma*).

5.3.2. GRADO DE AUTOCOMPATIBILIDAD: CRUZAMIENTOS ARTIFICIALES

Se ha analizado el grado de auto-compatibilidad en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* mediante cruzamientos artificiales. El estudio se llevó a cabo en poblaciones cultivadas del Jardín Botánico *Viera y Clavijo* (una por taxon), eligiendo en cada una de ellas entre tres y seis de los adultos reproductores que presentaban un aspecto más saludable. Concretamente, en *E. decaisnei* se seleccionaron cinco individuos de la población proveniente de la Caldera de Bandama (EDBp); en *E. callithyrsum*, seis individuos de la población cultivada del Barranco de Antona (ECUANTj); y en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, tres individuos de la población originaria del Barranco del Portezuelo (EOSPv) (tabla 5.3.3.).

Como ya ha sido explicado en el Capítulo 4 (apartado 4.4.1.1.), en estos táxones la dehiscencia de las anteras tiene lugar en las fases de yema y botón, y se induce mecánicamente con mucha facilidad. Esto tiene como consecuencia que sea harto difícil emascular dichas flores y que, aún consiguiéndolo, la flor

suela resultar muy dañada. Además, el estigma y estilo de las flores emasculadas pueden funcionar de manera anormal (DAFNI, 1992). Por estas razones no se han realizado emasculaciones en ninguno de los tratamientos, que fueron los siguientes (tabla 5.3.3.):

- 1- *geitonogamia*: embolsamiento de una inflorescencia por individuo y polinización manual de algunas de sus flores con polen procedente de otras flores de esa misma inflorescencia.
- 2- *xenogamia*: embolsamiento de una inflorescencia por individuo y polinización manual de algunas de sus flores con polen procedente de otros individuos. El hecho de no emasculas las flores implica que en este tratamiento han podido producirse auto-polinizaciones espontáneas (ver Capítulo 4, apartado 4.5.4.). A pesar de ello, se puede considerar que el método empleado garantiza que la gran mayoría de las fecundaciones fueron realizadas con polen xeno.
- 3- *control con exclusión de los polinizadores*: la única manipulación fue el embolsamiento de una inflorescencia por individuo. La presencia de frutos en estas inflorescencias se puede considerar como una confirmación de la existencia de autogamia espontánea.
- 4- *control*: se seleccionó y marcó una inflorescencia por individuo, que no se sometió a ningún tipo de manipulación.

En cada uno de los individuos de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se llevaron a cabo los cuatro tratamientos, mientras que en los de *E. callithyrsum* sólo se llevaron a cabo los tratamientos de *control sin polinizadores* y *control* (tabla 5.3.3.). Para identificar los tratamientos correspondientes a cada inflorescencia, se emplearon etiquetas anudadas al pedúnculo.

Para este experimento se seleccionaron las inflorescencias más vigorosas de cada individuo y a excepción de una que se reservó como *control*, el resto se embolsaron antes de la apertura de sus primeras flores (figura 5.3.2.). Las bolsas se confeccionaron con tela de visillo de voile, empleando fliexlina termoadhesiva para sellar los márgenes. Se eligieron estos materiales por su consistencia ligera y su alta transparencia, considerando que ambas características minimizarían los efectos secundarios que suelen derivarse de este tipo de embolsamientos (reducción lumínica, aumento de la t° y la humedad,...) (CORBET, 1978 a y b; CORBET & DELFOSSE, 1984; DAFNI, 1992). Las bolsas se diseñaron a medida para que, sin ocasionar daños, se pudiera incluir en ellas el conjunto formado por cada inflorescencia y su penacho basal de hojas. Por este motivo, según se producía el crecimiento de las inflorescencias, dichas bolsas se fueron sustituyendo por otras de mayor tamaño. Las bolsas se colocaban cuidadosamente sobre las inflorescencias, evitando en la medida de lo posible que tocaran las flores. Se cerraban anudando una cuerda sobre el pedúnculo, alrededor del cual se había colocado previamente una capa de algodón para evitar la entrada de insectos a través del fruncido.

Siguiendo las pautas metodológicas de DAFNI (1992), para cada uno de los tratamientos que requerían de polinización manual se seleccionaron un total de 50 flores por inflorescencia (tabla 5.3.3.), procedentes de quince cincinos situados a distintas alturas a lo largo del eje principal (es decir, de tres a cuatro flores por cincino). Para poder reconocer cada una de estas flores, se marcaron tanto los cincinos en los que estaban situadas (anudando hilos de colores brillantes en su base), como cada una de ellas (dibujando una señal en el cáliz con esmalte de uñas fluorescente).

Con el fin de asegurar la llegada de polen durante la fase de receptividad estigmática, se decidió polinizar cada una de las flores diariamente, desde su apertura hasta el inicio de su marchitez (figura 5.3.3.). Esta decisión estaba fundamentada en tres motivos: 1. aunque la receptividad estigmática suele comen-



Figura 5.3.2. Inflorescencias embolsadas para las pruebas de polinización manual. A: momento en el que se embolsaban las inflorescencias, antes del comienzo de la floración (*E. onosmifolium* ssp. *spectabile*). B: aspecto de una inflorescencia embolsada durante el pico de su floración (*E. decaisnei*; Fotografía: Vicente Guevara Ramírez).



Figura 5.3.3. Las polinizaciones se realizaron con sumo cuidado. Para evitar daños a las flores éstas se manipulaban con ayuda de unas pinzas (Fotografía: Vicente Guevara Ramírez).

zar entre los estadios 4 y 5, en ocasiones el estigma puede encontrarse receptivo en estadios más tempranos del desarrollo floral (ver Capítulo 4, apartado 4.4.1.2.); 2. dado que la estructura papilar de la superficie del estigma requiere que el polen penetre hasta las zonas situadas entre las bases de las papilas para poder germinar (Capítulo 4, apartado 4.1.), para asegurar la polinización no basta con depositar polen en el estigma sino que es necesario hacerlo cuando el gineceo se encuentra receptivo; 3. aunque no se dispone de datos sobre la duración de las fases masculina y femenina, tanto los estudios realizados en otros táxones (ver Capítulo 4, apartado 4.1.) como nuestras observaciones sobre los tres estudiados, indican que la fase femenina dura por lo menos un día. Por lo tanto, la polinización manual diaria durante todo el período de duración de la antesis, debería asegurar la polinización de estas flores.

A la hora de interpretar los resultados de estos tratamientos es necesario tener presente dos consideraciones:

1. La manipulación intrínseca a los cruzamientos artificiales supone un factor que puede introducir diferencias entre estos tratamientos (*geito* y *xenogamia*) y aquéllos en los que la polinización es natural (*control con exclusión* y *control*). Dentro de los primeros hay que señalar que, dado que las manipulaciones se realizaron siempre de la misma manera, es de esperar que las posibles alteraciones provocadas por este método afectaran de manera similar a todas las flores sometidas a este tipo de polinización.
2. A pesar de haber sido tomadas todo tipo de precauciones para minimizar el efecto de las bolsas sobre el desarrollo de flores e inflorescencias, los embolsamientos provocan efectos sobre las condiciones microclimáticas de ambas que no podemos valorar (CORBET & DELFOSSE, 1984). Por lo tanto, hay que considerar que el embolsamiento de las inflorescencias es un factor que también puede introducir diferencias entre aquéllos

tratamientos en los que fue necesario efectuarlos (*geito*, *xenogamia* y *control con exclusión*) y aquéllos en los que no se realizaron (*control*).

Muchas de las flores seleccionadas abortaron durante su proceso de desarrollo. La mayoría lo hicieron como consecuencia de una fuerte ola de calima que duró varios días y que afectó especialmente a las que se encontraban embolsadas. Estas flores fueron excluidas del estudio, lo que se tradujo en una importante reducción del tamaño muestral de algunos tratamientos. Las inflorescencias correspondientes a los tratamientos de *geitonogamia* y *xenogamia* de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* resultaron tan dañadas que, tras llevar a cabo el recuento del número de núculas (ver a continuación), se retiraron del experimento. Esta decisión se tomó por considerar que era muy probable que los daños sufridos pudieran sesgar los resultados relativos al peso de las semillas y/o su viabilidad. Por último, uno de los embolsamientos correspondientes a los tratamientos de *control con exclusión* de *E. decaisnei* se malogró por causas desconocidas y, por lo tanto, no se disponen de los resultados correspondientes. Los tamaños muestrales definitivos de cada una de las pruebas se resumen en la tabla 5.3.4.

La estimación del grado de auto-compatibilidad se llevó a cabo a través del estudio comparado del *éxito reproductivo femenino* alcanzado entre los diferentes tratamientos de cada taxon. El estudio del éxito reproductivo se ha llevado a cabo en distintos momentos a lo largo del proceso que abarca desde la fecundación de la ovocélula hasta el desarrollo de las plántulas. Dentro de la fase pre-emergente (anterior a la germinación de las semillas) se ha valorado la fecundidad, empleando para ello dos tipos de medidas: cuantitativa y cualitativa. En la fase post-emergente (que comienza con la germinación de las semillas) se ha valorado el éxito reproductivo a través de ensayos de germinación en placa y mediante pruebas de supervivencia de las plántulas. Con carácter complementario, se ha realizado un pequeño experimento para comprobar la existencia de agamospermia en estas especies. A continuación se describe el método empleado.

Medida cuantitativa de la fecundidad

Como medida cuantitativa de la fecundidad se ha empleado el *porcentaje de frutos por flor* (%*fr/fl*) y el *porcentaje de semillas por óvulo* (%*sem/óv*). A estos efectos, se ha considerado como *fruto* a todos aquéllos cálices que contuvieran al menos una semilla, y como *semilla* a todas las núculas que, con independencia de que su aspecto pudiera denotar falta de viabilidad (por ser poco habitual, demasiado seco o algo grisáceo), poseyeran una talla similar a las de las semillas normalmente desarrolladas. El número de semillas formadas por fruto fue contado directamente sobre la planta antes de que las núculas completaran totalmente su desarrollo pues, aunque normalmente no son deciduas (ver Capítulo 4, apartado 4.5.7), en ocasiones se pueden desprender del cáliz al madurar.

Análisis de datos

Con los datos procedentes de estos recuentos se ha calculado el porcentaje de frutos producidos por flor (%*fr/fl*) y el de semillas producidas por óvulo (%*sem/ov*). Este cálculo se ha llevado a cabo para cada individuo y tratamiento, considerando la inflorescencia como unidad muestral. Seguidamente se ha realizado, para cada taxon y tratamiento, un estudio descriptivo de ambas variables, y se ha comprobado la significación estadística de las diferencias encontradas dentro de un mismo taxon: 1. para cada variable, entre los distintos tratamientos; y 2. para cada tratamiento, entre ambas variables. En ambos casos se ha seguido el protocolo descrito en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

De manera complementaria, se ha calculado el grado de auto-compatibilidad en función de las tasas de producción de frutos mediante auto-polinización manual según los criterios de DAFNI (1992, ver tabla 5.3.5.). Este cálculo se ha realizado de manera independiente en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, empleando los datos de los tratamientos de *geitonogamia*.

Tabla 5.3.4. Cruzamientos artificiales: grado de autocompatibilidad. Medida del éxito reproductivo femenino. Éxito reproductivo femenino pre- emergente (medidas cuantitativa y cualitativa de la fecundidad) y post- emergente (capacidad de germinación de las semillas y de supervivencia de las plántulas). Medida cuantitativa de la fecundidad: %fr/fl= porcentaje de frutos por flor, y %sem/óv= porcentaje de semillas por óvulo; N° IF= número de inflorescencias sobre las que se llevó a cabo el experimento -cada inflorescencia representa una unidad muestral-; N° FL= número total de flores muestreadas por táxon y tratamiento. Medida cualitativa de la fecundidad: pfres= peso fresco de las semillas; el número de inflorescencias empleado por táxon y prueba se señala en la columna N° IF, y el de semillas en la columna N° SEM; la unidad muestral está representada por cada una de las semillas; no se han incluido las flores que abortaron durante el proceso. Capacidad de germinación de las semillas (GERMINACIÓN): la unidad muestral está representada por cada una de las placas, cuyo número se indica en la columna PLACA; N° SEM/PLACA señala el número de semillas sembrado en las diferentes placas. Capacidad de supervivencia de las plántulas (SUPERVIVENCIA): N° ID indica el número total de individuos parentales en cada prueba, y N° PLÁNT/ ID el número de plántulas empleadas por prueba e individuo parental. Tratamientos: GEITO= geitonogamia; XENO= xenogamia; CONT-X= control con exclusión de polinizadores; CONT= control. Táxones y poblaciones empleados: EDTp= *E. decaisnei*, población cultivada procedente de la Degollada de Tasartico; ECUANTj= *E. callithyrsum*, población cultivada procedente del Bco. de Antona; EOSPv= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, población cultivada procedente del Bco. de El Portezuelo.

		MEDIDA DEL ÉXITO REPRODUCTIVO FEMENINO									
		PRE-EMERGENTE				POST-EMERGENTE					
TAXON	TRATAMIENTOS		Producción de frutos/ flor y de semillas/óvulo		Peso fresco de las semillas		Capacidad de germinación		Supervivencia plántulas		
			Nº IF	Nº FL	Nº IF	Nº SEM	PLACA	Nº SEM/PLACA	Nº ID	Nº PLÁNT/ ID	
EDTp	Confirmación de la autocompatibilidad	GEITO	5	124	5	97	4	25	,	,	
		XENO	5	221	5	220	5	25	,	,	
		CONT-X	4	209	4	49	2	25	,	,	
		CONT	5	290	6	97	5	25	,	,	
	Existencia de agamospermia	CONT-X	1	,	,	,	,	,	,	,	
		CONT	1	,	,	,	,	,	,	,	
ECUANTj	Confirmación de la autocompatibilidad	CONT-X	6	748	6	122	5	25	4	20	
		CONT	6	676	7	140	5	25	4	20	
	Existencia de agamospermia	CONT-X	1		,	,	,	,	,	,	
		CONT	1		,	,	,	,	,	,	
	EOSPv	Confirmación de la autocompatibilidad	GEITO	3	89	,	,	,	,	,	,
			XENO	3	92	,	,	,	,	,	,
CONT-X			3	243	3	65	2	25	,	,	
CONT			3	320	3	44	2	20	,	,	

Por último, se ha realizado un estudio para comprobar si el número de núculas formadas por flor sigue o no un patrón aleatorio. Para ello se ha comprobado mediante un test Chi- cuadrado el ajuste a la distribución de Poisson de las frecuencias absolutas correspondientes a esta variable: 1. considerando conjuntamente los datos de todas las flores con independencia del número de núculas producidas (de cero a cuatro); y 2. considerando sólo los frutos (es decir, las flores que produjeron de 1 a 4 núculas). Estos análisis se han realizado de manera independiente para cada tratamiento, por individuos y según táxones.

Medida cualitativa de la fecundidad

En múltiples estudios se ha comprobado que tanto la probabilidad de que una semilla consiga germinar con éxito, como la capacidad de supervivencia de las plántulas están positivamente relacionadas con el tamaño de las semillas (ver referencias en DELPH *et al*, 1999). Por ello, se ha elegido el *peso fresco de las semillas (pfres)* como medida cualitativa de fecundidad. Para ello, una vez que maduraron las semillas, se procedió a su recolección. En todos los tratamientos excepto los de *control* esto fue posible aún si los frutos estaban caídos, pues quedaban retenidos por la propia bolsa. En los tratamientos de *geito* y *xenogamia* los frutos procedentes de las flores polinizadas manualmente pudieron identificarse mediante la marca de esmalte de uñas (que aún conservaban en el cáliz). En el caso de los tratamientos *control* fue necesario recoger los frutos maduros antes de que se desprendieran de la infrutescencia. El número de semillas empleadas por taxon y tratamiento se puede consultar en la tabla 5.3.4. Con objeto de recoger la alta variabilidad de este carácter, se pesó cada semilla individualmente. Como instrumento de medida se utilizó una balanza de precisión A & D-ER120A y Mettler Toledo AB54. Los resultados se expresan en 10⁻⁴ g.

Tabla 5.3.5. Grado de auto-incompatibilidad según las tasas de producción frutal mediante auto-polinización manual (DAFNI, 1992).

GRADO DE AUTO- COMPATIBILIDAD	RANGO	CLASE
autoincompatible	0- 3%	0
ligeramente autocompatible	3- 30%	1
altamente autocompatible	> 30%	2



Figura 5.3.4. El tamaño de las semillas es una variable que está fuertemente condicionada por factores morfológicos propios de cada taxon. Obsérvense las diferencias existentes entre una semilla de *E. decaisnei* (A) y otra de *E. callithyrsum* (B).

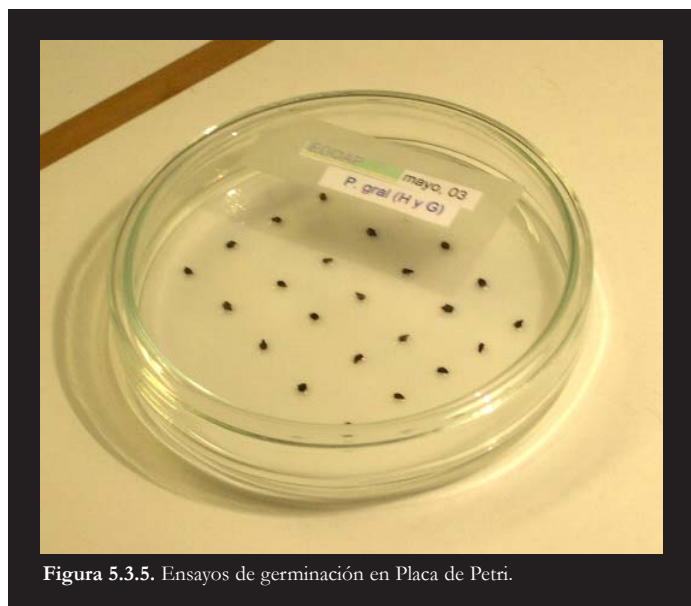


Figura 5.3.5. Ensayos de germinación en Placa de Petri.

Análisis de datos

Se ha realizado un estudio descriptivo de esta variable por taxon y tratamiento. El *peso fresco de las semillas* es una variable que está fuertemente condicionada por factores morfológicos propios de cada taxon (figura 5.3.4.) y, por lo tanto, sólo se ha analizado la existencia de diferencias significativas entre los distintos tratamientos dentro un mismo taxon. El método empleado para ello se describe en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

Ensayos de germinación en placa

Una vez pesadas, las semillas se desinfectaron mediante inmersión en una solución de lejía diluída al 10% durante diez minutos y, tras aclararse con agua destilada, se sembraron con pinzas esterilizadas. Se usaron placas de Petri, identificadas y esterilizadas, en las que se habían colocado 3 ml de agua destilada y un disco de papel Whatman del número 42. De acuerdo con la cantidad de semillas recolectadas, para cada taxon y tratamiento se sembraron tantas placas de 25 semillas (20 en el caso de los tratamientos *control* de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*) como fue posible (ver tabla 5.3.4. y figura 5.3.5.). El agua de las placas se fue reponiendo periódicamente a medida que se agotaba, con el fin de mantener el volumen inicial y no perjudicar el normal desarrollo de la germinación.

Hechas las siembras, las placas se depositaron en una germinadora Mil 72/2 digi 42 programada para 16 horas de luz a 24°C y 8 horas de oscuridad a 19°C. A lo largo de un mes se realizó un control diario del número de semillas germinadas por muestra. Se consideró como *semilla germinada* aquélla en la que la radícula medía al menos 1mm. En los casos de infección por hongos, las semillas fueron sumergidas en una disolución de 0.2 gr de benomilo por litro de agua destilada durante seis horas, tras lo cual se aclararon con agua destilada y se vol-

vieron a sembrar. Las plántulas que morían eran retiradas inmediatamente de las placas.

Los resultados de estas pruebas se han cuantificado mediante la *capacidad de germinación o porcentaje de germinación máximo* (t).

$$t = (\text{n}^\circ \text{ total de semillas germinadas} / \text{n}^\circ \text{ semillas sembradas}) \times 100$$

Dado que no se puede precisar si las condiciones de nuestro experimento son óptimas para la germinación, no se puede hablar de poder germinativo. Sin embargo, sí se puede asegurar que éste no es al menos inferior a la capacidad de germinación obtenida.

Análisis de datos

Se realizó un estudio descriptivo de esta variable por taxon y tratamiento. Además, en cada taxon se comprobó existencia de diferencias significativas entre los diferentes tratamientos. Para ello se siguió el método que se detalla en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

Pruebas de supervivencia de las plántulas

En estas pruebas se han empleado exclusivamente las semillas germinadas que procedían de los tratamientos *control sin polinizadores* y *control* de *E. callithyrsum*. Se escogieron unas 20 plántulas por tratamiento, provenientes de cuatro individuos (ver tabla 5.3.4.). Estas plántulas se sembraron sobre sustrato T-25 (mezcla de arena, tierra, sustrato y perlita, en la proporción 1:1:1:1) humedecido, que tras la siembra se terminó de empapar por inmersión. Las bandejas se

depositaron en un umbráculo y durante dos meses se realizó un control semanal del número de plántulas vivas (figura 5.3.6.).

La variable elegida para valorar la capacidad de supervivencia de las plántulas ha sido el *porcentaje total de individuos supervivientes* (%*supv*), calculada para cada muestra como el cociente entre el total de individuos supervivientes al cabo de los tres meses y el total de individuos plantados, por cien:

$$\%supv = 100 \times (\text{total de individuos supervivientes} / \text{total de individuos plantados})$$

La mortalidad más alta se produjo durante la primera semana que siguió al repicado de las plántulas. En nuestra opinión, la causa principal fueron los daños que sufrieron las plántulas durante este proceso. Por ello, se ha calculado también el porcentaje de supervivencia a partir de las plántulas que sobrevivieron a la primera semana (%*supv-1s*).

Análisis de datos

Se ha realizado un estudio descriptivo de ambas variables (%*supv* y %*supv-1s*). Asimismo, para cada tratamiento (*control con exclusión* o *control*), se ha comprobado si las diferencias entre ellas son o no significativas. Finalmente, para cada una de estas variables se ha comprobado la significación estadística de la diferente supervivencia de las plántulas en función del tratamiento del que procedieran. Para realizar estos análisis se ha seguido el método que se detalla en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).



Figura 5.3.6. Pruebas de supervivencia de plántulas (fotografía: *E. decaisnei*).

Existencia de agamospermia

De manera adicional a estas pruebas, se ha llevado a cabo un pequeño experimento en *E. decaisnei* y *E. callithyrsum*, con el fin de comprobar la existencia de *agamospermia* (o formación de semillas sin polinización) en ellos. En ambos casos se escogió, de las mismas poblaciones que fueron seleccionadas para las pruebas de polinización manual, un individuo femenino, y en él dos de sus inflorescencias más vigorosas. Siguiendo las pautas detalladas anteriormente, en una se realizó un tratamiento *control sin polinizadores* y en la otra un tratamiento *control* (tabla 5.3.4.). Pasado el período de fructificación se comprobó si se habían formado o no semillas en cada uno de los dos tratamientos. La formación de semillas en los tratamientos *control con exclusión* se ha considerado como una evidencia de la existencia de agamospermia.

5.3.3. INCIDENCIA DE LOS HETEROMORFISMOS SEXUALES Y LA HETEROCROMÍA FLORAL EN LAS POBLACIONES NATURALES

Este estudio se ha llevado a cabo en poblaciones naturales de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y las dos subespecies de *E. onosmifolium*. A excepción de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, los muestreos se han realizado mediante transectos. La dimensión media de estos transectos fue de 30 x 2 m, con variaciones en función de las condiciones particulares de cada caso (p.e. en tajinastales muy densos se eligió una anchura de 1m pues a mayor distancia resultaba muy difícil distinguir unos individuos de otros, mientras que en otros casos la vegetación resultaba tan impenetrable que se hizo necesario reducir su longitud). La ubicación de los transectos se realizó en aquellas zonas que se consideraron como más representativas del conjunto de la población, tomando nota en cada caso de la altitud, orientación y pendiente. Se estudiaron una media de 3 transectos

por población, en un total de 22 poblaciones (once de *E. decaisnei*, cinco de *E. callithyrsum* y seis de *E. onosmifolium*) (Anexo IV- tabla 5.3.2.). Se muestrearon todos los tajinastes floridos que tuvieran alguna parte viva en el interior de cualquiera de ellos, tomando nota de su sexo y color. Para ello se emplearon las siguientes variables y codificaciones:

- *Sexo* (SX). Se han considerado las cuatro formas de expresión sexual descritas en el género (ver apartado 5.1.): individuos hermafroditas, femeninos, ginomonóicos e intermedios. Las diferentes categorías para este carácter, que se establecieron tras realizar un estudio preliminar en diversas poblaciones naturales, fueron las siguientes:

- 1= individuo hermafrodita, si como mínimo el 95% de las flores son hermafroditas
- 2= individuo femenino, si como mínimo el 95% de las flores son femeninas
- 3= individuo ginomonóico, si presenta flores hermafroditas y femeninas, y de ambos tipos el menos frecuente aparece con una frecuencia igual o superior al 5%
- 4= individuo intermedio, cuando presenta flores hermafroditas, femeninas e intermedias, siendo éstas las predominantes con una frecuencia igual o superior al 90%

- *Color*, de acuerdo con los resultados obtenidos en el estudio de los patrones de color de la flor (ver Capítulo 4, apartado 4.4.4), se han seleccionado las siguientes variables y codificaciones:

- *Color en la región superior de la corola (apostapétala)* (CO-S)

- 0= blanco
- 1= rosa (PANTONE 210U suave)

- 2= fucsia (PANTONE 210U intenso)
- 3= lila (PANTONE 250U/ 256U)
- 4= azul celeste (PANTONE 278U suave)
- 5= azul ciano (PANTONE 279U intenso)
- 6= azul genciana (PANTONE REFLEX BLUE U)

- *Patrón de distribución del color en la región superior de la corola* (CO-P)

- 0= patrón de tipo 0
- 1= patrón de tipo 1
- 2= patrón de tipo 2
- 3= patrón de tipo 3
- 4= patrón de tipo 4
- 5= patrón de tipo 5

- *Color de los filamentos estaminales* (C-ESTM)

- 0= blanco
- 1= suavemente rosado (PANTONE 210U)
- 2= intensamente rosado o púrpura (PANTONE 214U)

- *Color del estilo* (C-ESTL)

- 0= blanco
- 1= suavemente rosado (PANTONE 210 poco intenso)

Se estudiaron un total de 40 transectos y 533 individuos en el caso de *E. decaisnei*; 10 transectos y 204 individuos en el de *E. callithyrsum*; y 19 transectos y 357 individuos en el de *E. onosmifolium*.

Además de estos datos, se dispone aquéllos que fueron recogidos durante las múltiples visitas que, a lo largo de los años de estudio, se realizaron en las siguientes poblaciones de *E. callithyrsurm*: Barranco de Antona (ECUANT), Aríñez (ECUARI), Utiaca (ECUU) y Tenteniguada (ECT). De manera complementaria, esta información también ha sido detallada como parte de los resultados.

Debido a la dificultad de acceso a las poblaciones de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, en ellas no se han realizado transectos sino que se han muestreado aleatoriamente un mínimo de treinta individuos por población. El estudio ha sido realizado en tres de las poblaciones naturales de este taxon (El Cedro, Guguy y Barranco de El Portezuelo) (ver Anexo IV- tabla 5.3.2.). El número total de individuos muestreados fue 150.

Dado que las flores pueden experimentar cambios de color a lo largo de su ciclo vital (Capítulo 4, apartado 4.4.4.), los datos de las variables referidas a la heterocromía floral de cada individuo fueron determinadas en aquellas flores que se encontraban en una fase temprana del estadio 5 (femenino). El motivo de esta decisión radica en que, según nuestras observaciones, el color de las flores en este estadio suele coincidir con color general que ofrece el individuo.

Análisis de datos

En aquellas variables en las que los muestreos detectaron la existencia de heteromorfismos sexuales o heterocromía floral, se realizaron chi-test (ver Capítulo 2, apartado 2.4.4.) para comprobar si la frecuencia de las distintas variantes era o no similar en las diferentes poblaciones de cada taxon. En aquellos casos en los que los test no revelaron la existencia de diferencias significativas, las poblaciones se trataron como una misma unidad. Por contra, cuando

las diferencias resultaron significativas, las poblaciones se trataron como unidades independientes para ese carácter.

Con el fin de comprobar si existen relaciones de dependencia entre el color de los órganos florales, se llevaron a cabo chi-test adicionales. Estas pruebas se realizaron sólo en aquéllos táxones en los que se observó heterocromía floral en al menos dos variables, y se llevaron a cabo de manera independiente para cada uno de ellos, empleando conjuntamente los datos de todas sus poblaciones.

5.4. RESULTADOS

5.4.1. ESTIMACIÓN DEL NIVEL RELATIVO DE AUTO/ ALOGAMIA

Nivel relativo de auto/alogamia mediante el índice P:O

La producción de polen por óvulo es muy alta en todos los táxones (tabla 5.4.1.): 69.685 ± 5.264 en *E. decaisnei*; 54.176 ± 3.702 en *E. callithyrsurm*; 42.695 ± 2.477 en *E. onosmifolium*; y 36.436 ± 2.239 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Según la clasificación de los sistemas de cruzamiento en función del *ratio* P:O de Cruden (CRUDEN, 1977) (tabla 5.3.1), y de acuerdo con los resultados obtenidos para esta variable, los cuatro táxones se deberían incluir en la categoría de *xenogamia obligada*.

Como vimos en el Capítulo 4 (apartado 4.4.2.), las diferencias en la producción de polen por antera y, por lo tanto, en el *ratio* P:O, no son significativas entre *E. decaisnei* y *E. callithyrsurm*, ni entre ambas subespecies de *E. onosmifolium*, pero sí en el resto de los casos.

Nivel relativo de alogamia mediante el índice OCI

Tamaño frontal de la corola

En la tabla 5.4.2. pueden consultarse los estadísticos descriptivos correspondientes a los dos diámetros frontales de la corola. Para cada taxon y estadio, el valor de ambos diámetros es muy similar. En aquéllos táxones en los que se han medido flores en estadios 3 y 5 (es decir, en los tres táxones de *Virescentia*), se comprueba que ambos diámetros son significativamente mayores en el estadio 3 que en el 5 (tabla 5.4.3.).

De las flores en estadio 5, aquéllas cuyos diámetros poseen un mayor tamaño son las de *E. decaisnei* (D1: 11,8 ±0,17 mm; D2: 11,7 ±0,19 mm) seguidas, en este orden, por las de *E. callithyrsum* (D1: 5,11 ±0,13 mm; D2: 5,61 ±0,13 mm), *E. onosmifolium* (D1: 4,14 ±0,08 mm; D2: 4,14± 0,07 mm), y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (D1: 4,03 ±0,13 mm; D2: 4,10 ±0,12 mm). Con respecto a las flores medidas en estadio 3 (sólo táxones de *Virescentia*), los mayores diámetros corresponden de nuevo, por este orden, a *E. callithyrsum* (D1: 6,73 ±0,29 mm; D2: 6,82 ±0,29 mm), *E. onosmifolium* (D1: 4,69 ±0,12 mm; D2: 4,58 ±0,10 mm) y, finalmente, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (D1: 4,64 ±0,20 mm; D2: 4,76 ±0,17 mm). Estas diferencias son significativas en todos los casos, excepto entre las dos subespecies de *E. onosmifolium* (comparaciones sólo entre flores en estadio 5; Welch: D1 (estadístico=595,84; g.l.1= 3; g.l.2= 116,85; p< 0,001); D2 (estadístico= 474,64; g.l.1= 3; g.l.2=116,97; p< 0,001) (tabla 5.4.4.).

Cálculo del índice OCI de alogamia

De acuerdo con los resultados anteriores, los valores correspondientes a variable “diámetro” son:

Tabla 5.4.1. Estadísticos descriptivos del índice P:O de alogamia (CRUDEN, 1977). Táxones (Tx): ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Tx	N	Rango	Media ± E.T.
ED	11	[45.006,25 - 90.918,75]	69.684,77 ± 5.263,84
EC	11	[23.956,25 - 68.887,50]	54.175,91 ± 3.702,32
EO	7	[34.490,00 - 52.027,50]	42.695,54 ± 2.476,76
EOS	7	[27.663,75 - 43.593,75]	36.435,89 ± 2.238,65

Tabla 5.4.2. Estadísticos descriptivos de los diámetros frontales de la corola. Variables: D1: diámetro mayor; D2: diámetro menor. Los resultados se han presentado por taxones (Tx) (ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*), y de manera independiente según el estadio fenológico (E.F) de las flores (E3: estadio 3 y E5: estadio 5). Las medidas están expresadas en milímetros.

Tx	E.F.	Variable	N	Rango	Media ± E.T.
ED	E3	D1	-	-	-
		D2	-	-	-
	E5	D1	158	[6,25 - 19,62]	11,85 ± 0,17
		D2	158	[5,75 - 18,49]	11,66 ± 0,19
EC	E3	D1	34	[4,45 - 10,53]	6,73 ± 0,29
		D2	34	[3,46 - 10,83]	6,82 ± 0,29
	E5	D1	66	[0,03 - 7,11]	5,11 ± 0,13
		D2	66	[2,96 - 8,41]	5,61 ± 0,13
EO	E3	D1	54	[3,03 - 6,93]	4,69 ± 0,12
		D2	54	[3,39 - 6,51]	4,58 ± 0,10
	E5	D1	74	[2,76 - 6,32]	4,14 ± 0,08
		D2	74	[3,02 - 5,71]	4,14 ± 0,07
EOS	E3	D1	17	[3,56 - 7,08]	4,64 ± 0,20
		D2	17	[3,69 - 6,15]	4,76 ± 0,17
	E5	D1	28	[2,79 - 5,33]	4,03 ± 0,13
		D2	28	[2,86 - 5,45]	4,10 ± 0,12

Tabla 5.4.3. Pruebas de contraste de medias de los dos diámetros frontales de la corola según el estadio fenológico de las flores (3 y 5), en cada taxon. Test t de Student para muestras apareadas. Variables: D1: diámetro mayor; D2: diámetro menor. Táxones: EC: *E. callithyrsum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Significación bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Variables	TAXON	t	gl	Sig.
D1	EC	5,39	32	<0,001
	EO	3,64	51	0,001
	EOS	3,37	16	0,004
D2	EC	3,37	32	0,002
	EO	2,87	51	0,006
	EOS	3,14	16	0,006

Tablas 5.4.4. Análisis de las diferencias en el valor de los diámetros frontales de la corola entre táxones. Comparaciones múltiples de Tamhane. Variables: D1= diámetro mayor; y D2= diámetro menor. Taxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sólo se han empleado los datos procedentes de flores en estadio 5. Sig.= significación asintótica bilateral.

Variables	Táxones comparados	Diferencia medias	Sig.
D1	ED- EC	6,74	<0,001
	ED- EO	7,71	<0,001
	ED- EOS	7,82	<0,001
	EC- EO	0,97	<0,001
	EC- EOS	1,08	<0,001
	EO- EOS	0,12	0,976
D2	ED- EC	6,05	<0,001
	ED- EO	7,53	<0,001
	ED- EOS	7,56	<0,001
	EC- EO	1,48	<0,001
	EC- EOS	1,51	<0,001
	EO- EOS	0,03	1,000

- *E. decaisnei*: 3 (flores en estadio 5).
- *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*: 2 (este valor es el mismo para las flores medidas en estadios 3 y 5).
- *E. callithyrsum*: el valor de esta variable depende del estadio floral en el que se mida el diámetro. Así, mientras que a las flores medidas en estadio 3 les corresponde un valor de 3, para las flores medidas en estadio 5 este valor es de 2.

Como se puede observar en la tabla 5.4.5., el grado de alogamia calculado mediante el índice OCI puede variar según: 1. si se considera que el contacto espacial de anteras y estigma es posible o poco probable; y 2. si el estadio fenológico de las flores en las que se midió el diámetro era 3 ó 5. En el caso de *E. decaisnei* sólo se han estudiado flores en estadio 5. En ellas, con independencia de cómo se considere de probable el contacto espacial de las anteras y el estigma, el valor del índice OCI corresponde a la categoría de los táxones *parcialmente auto-compatibles*, *alógamos* y *con necesidad de polinizadores*. Por el contrario, en los táxones de *Virescentia*, las categorías correspondientes al índice OCI varían notablemente en función de ambas variables:

- *E. callithyrsum*. Las flores en estadio 3 presentan en todos los casos un valor OCI correspondiente al de los táxones *parcialmente auto-compatibles*, *alógamos* y *con necesidad de polinizadores*. Sin embargo, las flores en estadio 5 mantienen un valor OCI propio de los táxones *parcialmente auto-compatibles*, *alógamos* y *con necesidad de polinizadores* cuando se considera que el contacto anteras- estigma es poco probable, y presentan un valor OCI correspondiente al de los táxones *autocompatibles* y *con cierta dependencia de polinizadores* cuando se considera que dicho contacto es posible.
- *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Con independencia del estadio floral, si se considera que el contacto espacial entre anteras y estigma

es posible, el valor OCI es el propio de los táxones *autocompatibles* y con cierta dependencia de polinizadores. Pero si se considera que dicho contacto es poco probable, entonces el valor OCI que les corresponde es el de los táxones *parcialmente auto-compatibles*, *alógamos* y *con necesidad de polinizadores*.

5.4.2. GRADO DE AUTOCOMPATIBILIDAD: CRUZAMIENTOS ARTIFICIALES

Medida cuantitativa de la fecundidad: porcentaje de frutos por flor y de semillas por óvulo

En la tabla 5.4.6. se ofrecen, para cada taxon y tratamiento, los estadísticos descriptivos de las dos variables consideradas (*porcentaje de frutos por flor* -%/fr/fl- y *de semillas por óvulo* -%/sem/óv-). Del análisis de los datos por táxones destacamos los siguientes resultados:

E. decaisnei

En ambas variables, los resultados correspondientes a los tratamientos de *geitonogamia*, *control* y *xenogamia* son similares entre sí, y en torno al doble de los obtenidos en los tratamientos de *control con exclusión*. Concretamente:

- El mayor porcentaje de frutos por flor es el de los tratamientos de *control* (72,3 ±6,51%). Le siguen, por este orden y con valores muy parecidos, el de los tratamientos de *geitonogamia* (64,2 ± 8,06%) y *xenogamia* (62,8 ±6,54%). El menor porcentaje corresponde al de los tratamientos de *control con exclusión* (31,5 ±5,88%). La comparación conjunta de las diferencias encontradas en los cuatro tratamientos resultó significativa (Prueba de Friedman: $\chi^2=8,38$; gl= 3; p= 0,039). Sin embargo, el contraste por

Tabla 5.4.5. Cálculo del índice OCI de alogamia (CRUDEN, 1977) para cada táxon y estadio fenológico de las flores. EF= estadio fenológico (E3= estadio fenológico 3; E5= estadio fenológico 5). estig- ant 0= valor del índice si se considera que el contacto entre las anteras y el estigma es posible; estig-ant 1= valor del índice si se considera que este contacto es poco probable. Se han considerado a todos los táxones como protándricos y, por lo tanto, en todos ellos se ha asignado el valor 1 a la variable "separación espacial de las anteras y el estigma". Los resultados se ofrecen por taxones (ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsu-* *sum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*), de forma conjunta e independientemente para los estadios fenológicos 3 (E3) y 5 (E5).

E.F.	VARIABLES	TAXONES			
		ED	EC	EO	EOS
E3	estig-ant 0	-	4	3	3
	estig-ant 1	-	5	4	4
E5	estig-ant 0	4	3	3	3
	estig-ant 1	5	4	4	4

Tabla 5.4.7. *E. decaisnei*. Contraste de las diferencias entre la producción de frutos por flor (%fr/fl) y de semillas por óvulo (sem/óv) entre pares de tratamientos. Tratamientos: Contx= control con exclusión; Geito= geitonogamia; Xeno= xenogamia; Cont= control. Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon. Sig.= significación asintótica. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Variables	Tratamientos comparados	Z	Sig.
%fr/fl	Contx- Geito	-1,83	0,068
	Contx- Xeno	-1,83	0,068
	Contx- Cont	-1,83	0,068
	Geito- Xeno	-0,67	0,500
	Geito- Cont	-1,10	0,273
	Xeno- Cont	-1,48	0,138
%sem/óv	Contx- Geito	-1,83	0,068
	Contx- Xeno	-1,83	0,068
	Contx- Cont	-1,83	0,068
	Geito- Xeno	-0,94	0,345
	Geito- Cont	-1,83	0,068
	Xeno- Cont	-1,48	0,138

Tabla 5.4.6. Cruzamientos artificiales. Estadísticos descriptivos de las diferentes medidas del éxito reproductivo femenino. Éxito reproductivo femenino pre- emergente: medidas cuantitativa (%fr/fl: porcentaje de frutos por flor; %sem/óv: porcentaje de semillas por óvulo; N: número de inflorescencias) y cualitativa de la fecundidad (pfres: peso fresco de las semillas; N: número de semillas muestreadas). Éxito reproductivo post- emergente: capacidad de germinación de las semillas (t: porcentaje de germinación máximo; N: número de placas sembradas) y supervivencia de las plántulas (% supv: porcentaje total de plantas supervivientes; %supv- 1s: porcentaje de plántulas supervivientes calculado a partir de las que sobrevivieron a la primera semana; N: número de individuos). Táxones (Tx): EDTp: *E. decaisnei*, población cultivada procedente de la Degollada de Tasartico; ECUANTj: *E. callithyrsum*, población cultivada procedente del Barranco de Antona; EOSPv: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, población cultivada procedente del Barranco del Portezuelo. Tratamientos: Geito: geitonogamia; Xeno: xenogamia; Cont-x: control con exclusión; Cont: control). (*) no se trata de una media sino de un valor puntual (la muestra está compuesta por un único individuo).

Tx	Variables	Tratamientos											
		Geito			Xeno			Cont-x			Cont		
		N	Rango	Media \pm E.T.	N	Rango	Media \pm E.T.	N	Rango	Media \pm E.T.	N	Rango	Media \pm E.T.
EDTp	%fr/fl	5	[38,46 - 88,89]	64,22 \pm 8,06	5	[40,00 - 75,76]	62,81 \pm 6,54	4	[16,13 - 42,59]	31,48 \pm 5,88	5	[53,85 - 89,80]	72,32 \pm 6,51
	%sem/óv	5	[11,54 - 48,61]	28,98 \pm 6,63	5	[17,39 - 42,42]	31,83 \pm 4,41	4	[7,66 - 19,44]	13,76 \pm 2,77	5	[27,55 - 55,92]	37,27 \pm 5,19
	pfres	97	[6,00 - 72,00]	27,91 \pm 1,42	220	[2,00 - 84,00]	39,55 \pm 1,09	49	[15,00 - 70,00]	40,00 \pm 2,14	97	[10,00 - 70,00]	37,67 \pm 1,51
	t	4	[0,00 - 23,33]	12,36 \pm 4,85	5	[15,38 - 71,43]	33,19 \pm 10,07	2	[4,00 - 6,25]	5,13 \pm 1,13	5	[6,67 - 56,67]	29,55 \pm 8,44
ECUANTj	%fr/fl	-	-	-	-	-	-	6	[2,29 - 33,77]	17,83 \pm 4,71	6	[34,29 - 58,89]	51,28 \pm 3,90
	%sem/óv	-	-	-	-	-	-	6	[0,57 - 9,77]	5,10 \pm 1,29	6	[11,07 - 22,19]	18,08 \pm 1,72
	pfres	-	-	-	-	-	-	122	[1,00 - 49,00]	19,92 \pm 0,71	140	[4,00 - 85,00]	24,26 \pm 1,25
	t	-	-	-	-	-	-	4	[6,67 - 93,33]	63,33 \pm 19,34	5	[66,67 - 86,67]	75,33 \pm 4,16
	%supv	-	-	-	-	-	-	4	[68,18 - 100,00]	84,42 \pm 13,26	4	[47,83 - 93,33]	73,09 \pm 18,81
	%supv-1s	-	-	-	-	-	-	4	[75,00 - 100,00]	89,66 \pm 10,96	4	[73,33 - 100,00]	90,56 \pm 12,62
EOSPv	%fr/fl	3	[5,26 - 42,86]	25,24 \pm 10,92	3	[3,33 - 25,58]	13,64 \pm 6,47	3	[0,95 - 38,36]	18,23 \pm 10,89	3	[50,00 - 62,32]	56,82 \pm 3,62
	%sem/óv	3	[1,32 - 10,71]	6,31 \pm 2,73	3	[0,83 - 8,14]	3,99 \pm 2,17	3	[0,48 - 10,27]	4,87 \pm 2,87	3	[18,60 - 26,45]	21,30 \pm 2,57
	pfres	-	-	-	-	-	-	65	[2,00 - 33,00]	15,85 \pm 1,06	44	[7,00 - 57,00]	24,02 \pm 1,64
	t	-	-	-	-	-	-	1	-	8,33	3	[25,00 - 73,33]	50,32 \pm 14,00

parejas de cada uno de ellos no fue significativo en ningún caso (tabla 5.4.7.).

- El mayor porcentaje de producción de semillas por óvulo también corresponde al de los tratamientos *control* (37,3 ±5,19%). Le siguen, por este orden y de nuevo con valores muy parecidos, el de los tratamientos de *xenogamia* (31,8 ±4,41%) y *geitonogamia* (29,0 ±6,63%). Asimismo, el menor porcentaje vuelve a ser el de los tratamientos de *control con exclusión* (13,8 ±2,77%). Al igual que en el caso anterior, aunque el contraste conjunto de las diferencias de los cuatro tratamientos resultó significativo (Prueba de Friedman: $\chi^2= 9,31$; gl= 3; p= 0,025), su comparación por parejas no reveló la existencia de diferencias significativas en ningún caso (tabla 5.4.7.).

En todos los tratamientos, la producción de frutos por flor (%*fr/fl*) es aproximadamente dos veces mayor que la de semillas por óvulo (%*sem/óv*). El valor de estas diferencias es significativo en todos los casos, excepto en el de los tratamientos de *control con exclusión* (tabla 5.4.8.).

E. callithyrsum

Para las dos variables consideradas, los resultados de los tratamientos de *control* son mayores que los de los de los tratamientos de *control con exclusión*. Concretamente:

- La producción de frutos por flor de los tramientos *control* (51,3 ±3,90%) es aproximadamente tres veces mayor que el de los tratamientos de *control con exclusión* (17,8 ±4,71%). Esta diferencia es significativa (Wilcoxon: Z= -2,20; p= 0,028).

Tabla 5.4.8. Contraste de las diferencias entre la producción de frutos por flor (%fr/fl) y de semillas por óvulo (sem/óv) para cada taxon y tratamiento. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Tratamientos: Cont-x= control con exclusión; Geito= geitonogamia; Xeno= xenogamia; Cont= control. Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon. Sig.= significación asintótica. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Taxon	Tratamiento	Z	Sig.
ED	Cont-x	-1,826	0,068
	Geito	-2,023	0,043
	Xeno	-2,023	0,043
	Cont	-2,023	0,043
EC	Cont-x	-2,201	0,028
	Cont	-2,201	0,028
EOS	Cont-x	-1,604	0,109
	Geito	-1,604	0,109
	Xeno	-1,604	0,109
	Cont	-1,604	0,109

- La producción de semillas por óvulo de los tratamientos *control* ($18,1 \pm 1,72\%$) es unas tres veces y media mayor que la de los tratamientos de *control con exclusión* ($5,10 \pm 1,29\%$). Las diferencias entre ambos tratamientos son de nuevo significativas (Wilcoxon: $Z = -2,20$; $p = 0,028$).

En los dos tratamientos, la producción de frutos por flor es aproximadamente el triple que la de semillas por óvulo (3,5 veces en los tratamientos de *control con exclusión* y 2,8 veces en los de *control*). El valor de estas diferencias es significativo en ambos tratamientos (tabla 5.4.8.).

E. onosmifolium ssp. spectabile

En las dos variables consideradas, los mayores resultados han correspondido, por este orden, a los tratamientos de *control*, *geitonogamia*, *control con exclusión* y *xenogamia*. En concreto:

- Con respecto a la producción de frutos por flor, el resultado de los tratamientos *control* fue de $56,8 \pm 3,62\%$; el de los tratamientos de *geitonogamia* de $25,2 \pm 10,9\%$; el de los tratamientos de *control con exclusión* de $18,2 \pm 10,9\%$; y el de los tratamientos de *xenogamia* de $13,6 \pm 6,47\%$. En ningún caso estas diferencias resultaron significativas (Prueba de Friedman: $\chi^2 = 5,80$; $gl = 3$; $p = 0,122$).
- En relación a la producción de semillas por óvulo, el resultado de los tratamientos *control* fue de $21,3 \pm 2,57\%$; el de los tratamientos de *geitonogamia* de $6,3 \pm 2,73\%$; el de los tratamientos de *control con exclusión* de $4,87 \pm 2,87\%$; y el de los tratamientos de *xenogamia* de $3,99 \pm 2,17\%$. Tampoco en este caso se han encontrado diferencias significativas entre ellos (Prueba de Friedman: $\chi^2 = 5,80$; $gl = 3$; $p = 0,122$).

La producción de frutos por flor es, según los tratamientos, entre tres y cuatro veces mayor que la de semillas por óvulo. Concretamente, la diferencia es de 4 veces en los tratamientos de *geitonogamia*; de 3,7 veces en los de *control con exclusión*; de 3,4 veces en los de *xenogamia*; y de 2,7 veces en los de *control*. Sin embargo, estas diferencias no son significativas en ningún caso (tabla 5.4.8.).

De acuerdo con el grado de autocompatibilidad propuesto por DAFNI (1992) en función de la producción de frutos mediante auto-polinización manual (tabla 5.3.5.), *E. decaisnei* se podría considerar como un taxon *altamente auto-compatible* (clase 2) y *E. onosmifolium ssp. spectabile* como un taxon *ligeramente auto-compatible* (clase 1).

Patrones de producción de núculas por flor y fruto

En el Anexo IV-tabla 5.4.9. se detallan las frecuencias absolutas observadas y las esperadas según la distribución de Poisson, para cada individuo y taxon, correspondientes a: 1. el conjunto de todas las flores muestreadas, con independencia del número de núculas que produjeran (de cero a cuatro); y 2. el correspondiente sólo a aquéllas que desarrollaron fruto (es decir, que produjeron al menos una núcula). A partir de ahora hablaremos de “producción de núculas por flor” para referirnos al primer caso, y de “producción de núculas por fruto” para referirnos al segundo. En la tabla 5.4.10. se muestran los resultados de los test Chi-cuadrado realizados para comprobar el ajuste de las frecuencias observadas a las esperadas, para cada individuo y taxon, según los distintos tratamientos.

E. decaisnei

A nivel de taxon se observa que en todos los tratamientos la cantidad de flores que producen 0, 3 y 4 núculas es mayor de la que sería esperable por azar, mientras que existe un defecto en el número de aquéllas que producen 1 y 2 núculas (figura 5.4.1.). Estas diferencias son significativas en todos los tratamientos excepto en el de *geitonogamia*. Los resultados por individuos coinciden en líneas generales con estos resultados.

Por otro lado, a nivel de taxon y en todos los tratamientos el número de frutos que producen una sola núcula es mayor que el esperable por azar (figura 5.4.2.). Las diferencias tienen carácter significativo sólo en el caso de los tratamientos en los que las polinizaciones se realizaron exclusivamente con autopolen, es decir los de *control con exclusión* y *geitonogamia*. En el primero de estos tratamientos se observa, además, un déficit de frutos con 2 y 4 núculas, y en el segundo un déficit de frutos con 2, 3 y 4 núculas. A nivel de individuo se confirman en general los resultados obtenidos para estos dos tratamientos a nivel de taxon (aunque las diferencias sólo son significativas en el caso del tratamiento de *geitonogamia* del individuo EDT-C). También en los tratamientos de *xenogamia* los resultados por individuos confirman, en líneas generales, los obtenidos a nivel de taxon. Sólo en los tratamientos de *control* los resultados por individuo no se ajustan a los encontrados a nivel de taxon.

E. callithyrsum

A nivel de taxon, el número de núculas producidas por flor sigue un patrón aleatorio en los dos tratamientos realizados (*control* y *control con exclusión*) (figura 5.4.3.). Por el contrario, en ambos tratamientos el número de núculas producidas por fruto se aleja significativamente de lo esperado por azar (figura 5.4.4.). En concreto, se observa un exceso de frutos con una sola núcula, y un defecto

Tabla 5.4.10. Resultados de los test chi- cuadrado de ajuste de las frecuencias observadas y esperadas según la distribución de Poisson para la producción de núculas por flor y fruto, según individuos y táxones, en los distintos tratamientos. "Chi 0-4"= resultados de los test realizados sobre la producción de núculas por flor; "Chi 1-4"= resultados de los tes realizados sobre la producción de núculas por fruto. En rojo se destacan las diferencias significativas (chi 0-4 esperada (4 g.l.)= 9,488; chi 1-4 esperada (3 g.l.)= 7,815.).

Táxones/ individuos	Tratamientos							
	Cont-x		Geito		Xeno		Cont	
	Chi 0-4	Chi 1-4	Chi 0-4	Chi 1-4	Chi 0-4	Chi 1-4	Chi 0-4	Chi 1-4
<i>E. decaisnei</i>								
EDT-A	11,217	1,781	3,527	1,803	14,616	3,424	19,917	0,645
EDT-B	43,710	1,472	7,387	12,578	5,239	11,515	26,679	14,205
EDT-C			0,185	1,756	25,930	1,908	11,146	1,448
EDT-D	19,445	7,369	3,138	0,244	3,192	2,291	12,484	5,727
EDT-E	15,516	2,634	0,435	0,032	9,132	5,511	16,019	11,629
Total	59,865	8,667	2,165	7,947	22,691	4,906	19,598	1,672
<i>E. callithyrsum</i>								
ECU-A	1,404	20,700	-	-	-	-	20,067	12,521
ECU-B	0,547	7,266	-	-	-	-	8,179	28,824
ECU-C	0,035	2,125	-	-	-	-	2,695	6,614
ECU-D	4,213	5,267	-	-	-	-	3,554	6,571
ECU-E	15,594	4,642	-	-	-	-	1,538	16,026
ECU-F	6,869	23,375	-	-	-	-	7,843	18,170
Total	5,393	57,122	-	-	-	-	4,583	67,131
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>								
EOS-A	53,500	2,000	1,579	5,667	0,017	0,708	7,938	12,089
EOS-B	0,941	7,083	5,566	10,625	1,777	3,153	4,905	5,166
EOS-C	7,270	18,631	0,211	2,125	0,028	0,708	5,966	23,591
Total	5,328	23,937	5,546	18,417	3,857	4,154	2,463	31,835

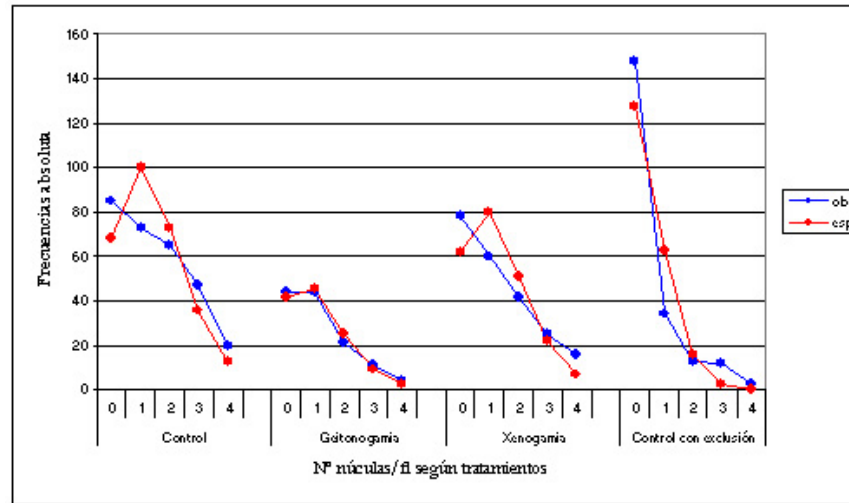


Figura 5.4.1. Número de núculas producidas por flor en *E. decaisnei*, según los distintos tratamientos.

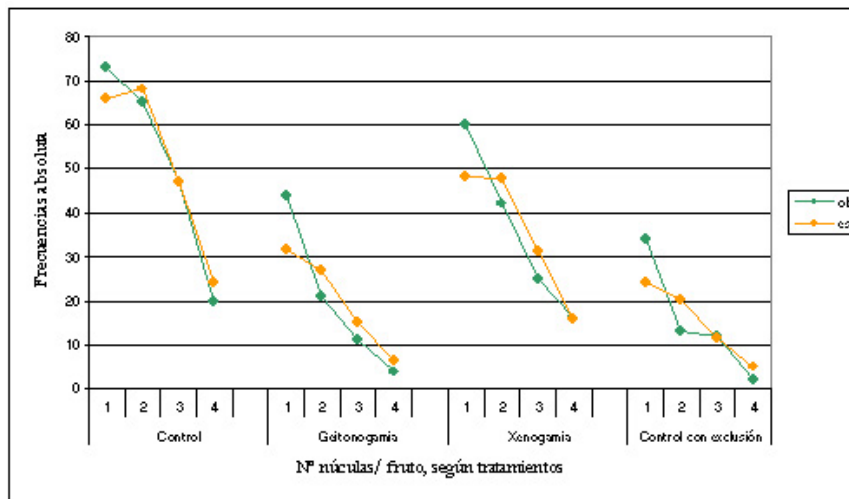


Figura 5.4.2. Número de núculas producidas por fruto en *E. decaisnei*, según los distintos tratamientos.

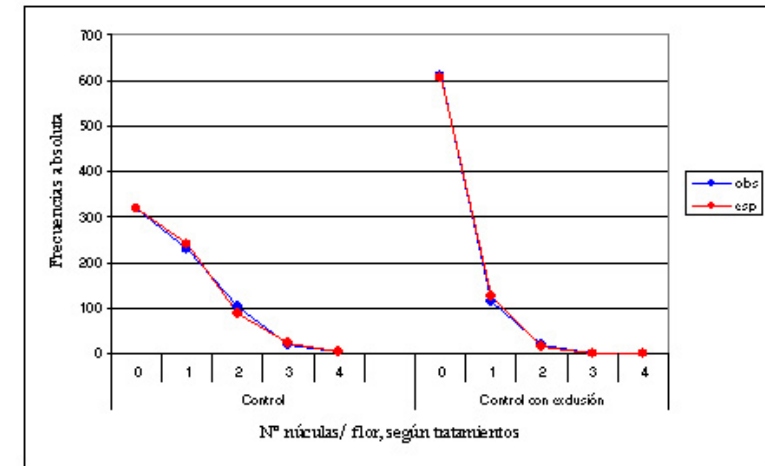


Figura 5.4.3. Número de núculas producidas por flor en *E. callithyrsum*, según los distintos tratamientos.

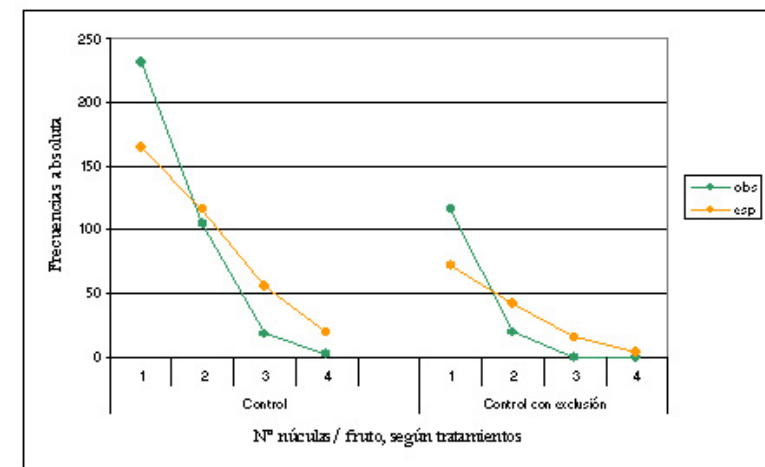


Figura 5.4.4. Número de núculas producidas por fruto en *E. callithyrsum*, según los distintos tratamientos.

de frutos con dos o más. Los resultados por individuos confirman en general los encontrados a nivel de taxon.

E. onosmifolium ssp. spectabile

Los resultados son similares a los encontrados en *E. callithyrsum*. A nivel de taxon, el número observado de núculas por flor se ajusta a lo esperado según la distribución aleatoria de Poisson (figura 5.4.5.), pero el número de frutos con una núcula es mayor que lo esperado (figura 5.4.6.). Estas diferencias son significativas en todos los tratamientos, excepto en el de *geitonogamia*. Los resultados por individuos coinciden en general con los obtenidos a nivel de taxon.

Existencia de agamospermia

Ninguna de las flores de los tratamientos *control con exclusión* formó semillas, mientras que las de los tratamientos *control* sí lo hicieron. Por lo tanto, no se han encontrado indicios de que se produzca agamospermia en ninguno de los dos táxones estudiados (*E. decaisnei* y *E. callithyrsum*).

Medida cualitativa de la fecundidad: peso fresco de las semillas

En la tabla 5.4.6. se ofrecen los estadísticos descriptivos para cada taxon y tratamiento. Del análisis de los datos por táxones destacamos los siguientes resultados:

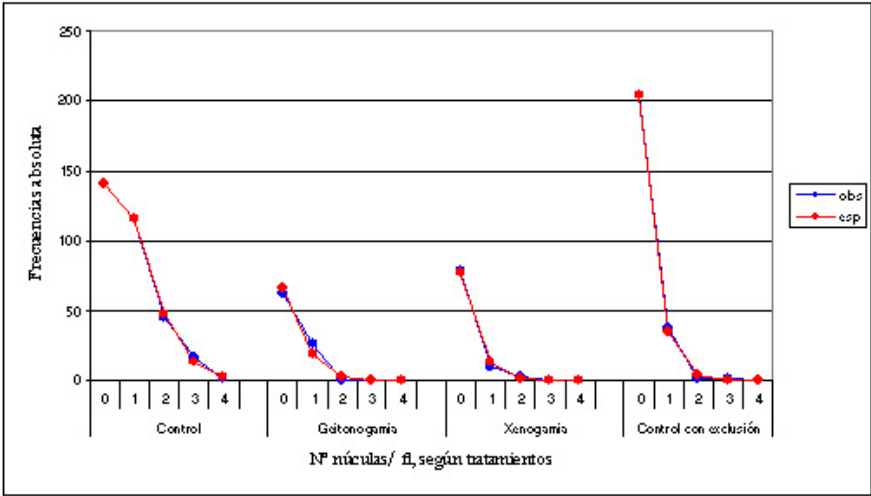


Figura 5.4.5. Número de núculas producidas por flor en *E. onosmifolium ssp. spectabile*, según los distintos tratamientos.

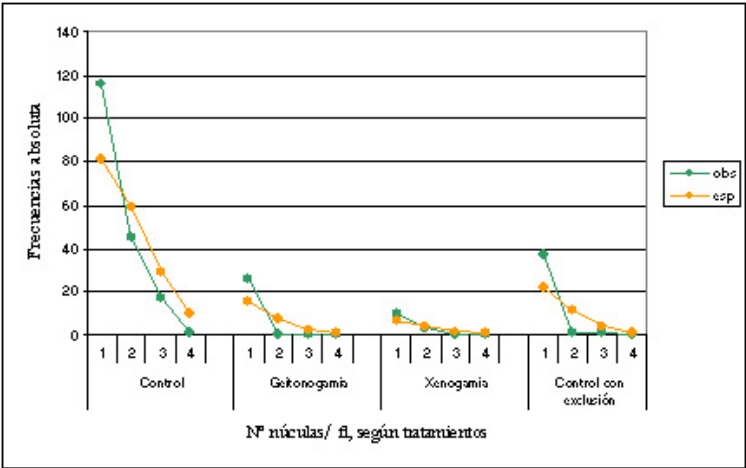


Figura 5.4.6. Número de núculas producidas por fruto en *E. onosmifolium ssp. spectabile*, según los distintos tratamientos.

Tabla 5.4.11. Comparación del peso fresco de las semillas de *E. decaisnei* según los tratamientos aplicados. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Tratamientos: Contx= control; Geito= geitonogamia; Xeno= xenogamia; Cont= control. Sig. significación asintótica (bilateral). Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Tratamientos comparados	Z	Sig.
Contx- Geito	-6,10	< 0,001
Contx- Xeno	-6,09	< 0,001
Contx- Cont	-6,03	< 0,001
Geito- Xeno	-5,37	< 0,001
Geito- Cont	-8,50	< 0,001
Xeno- Cont	-8,56	< 0,001

E. decaisnei

El peso fresco de las semillas procedentes de los tratamientos *control con exclusión* ($40,0 \times 10^{-4} \text{ g} \pm 2,14$), *xenogamia* ($39,5 \times 10^{-4} \text{ g} \pm 1,09$) y *control* ($37,7 \times 10^{-4} \text{ g} \pm 1,51$), es similar entre sí y superior al de las semillas procedentes de los tratamientos de *geitonogamia* ($27,9 \times 10^{-4} \text{ g} \pm 1,42$). Estas diferencias son significativas tanto si se comparan conjuntamente los distintos tratamientos (Prueba de Friedman: $\chi^2 = 134,2$; gl= 3; $p < 0,001$), como al compararlos por parejas (tabla 5.4.11.).

E. callithyrsum

El peso fresco medio correspondiente a las núculas de los tratamientos *control* es de $24,3 \times 10^{-4} \text{ g} \pm 1,25$. Este valor es significativamente mayor (Wilcoxon: $Z = -2,77$; $p = 0,006$) que el de las núculas de los tratamientos de *control con exclusión* ($19,9 \times 10^{-4} \text{ g} \pm 0,71$).

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

Como en el caso anterior, las núculas de los tratamientos *control* poseen un peso fresco ($24,0 \times 10^{-4} \text{ g} \pm 1,64$) significativamente mayor (Wilcoxon: $Z = -5,78$; $p = < 0,001$) que las de los tratamientos de *control con exclusión* ($15,8 \times 10^{-4} \text{ g} \pm 1,06$).

Germinación de las semillas

Antes de pasar a describir los resultados es preciso indicar que del conjunto de placas sembradas, dos tuvieron que ser retiradas del experimento por una grave infección de hongos. Se trata de una de las placas correspondiente a los tratamientos *control con exclusión* de *E. callithyrsum*, y otra correspondiente al mismo tratamiento de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

En la tabla 5.4.6. se ofrecen los estadísticos descriptivos correspondientes a la *tasa de germinación de las semillas (t)*, para cada taxon y tratamiento. Del análisis de los datos por táxones se han obtenido los siguientes resultados:

E. decaisnei

La mayor tasa de germinación corresponde a la de los tratamientos de *xenogamia* ($33,2 \pm 10,1\%$) y *control* ($29,5 \pm 8,44\%$). Estos valores son similares entre sí pero muy superiores a los encontrados en los tratamientos de *geitonogamia* ($12,4 \pm 4,85\%$) y, sobre todo, a los de los tratamientos de *control con exclusión* ($5,13 \pm 1,13\%$). Sin embargo, las diferencias no son significativas en ningún caso (Friedman: $\chi^2 = 5,21$; g.l. = 3; $p = 0,157$).

E. callithyrsum

La *tasa de germinación* de los tratamientos *control* ($75,3 \pm 4,16\%$) es mayor que la de los tratamientos de *control con exclusión* ($63,3 \pm 19,3\%$), pero las diferencias entre ambos tratamientos no son significativas (Wilcoxon: $Z = -0,18$; $p = 0,854$).

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

La *tasa de germinación* obtenida en la única placa correspondiente a los tratamientos de *control con exclusión* es de $8,33\%$, resultado seis veces inferior a la media obtenida en las muestras de los tratamientos *control* ($50,3 \pm 14,0\%$).

Supervivencia de las plántulas

Recordemos que para esta prueba sólo se emplearon las plántulas procedentes de los tratamientos *control con exclusión* y *control* de *E. callithyrsum*. La mayor parte de las plántulas que murieron, lo hicieron en el transcurso de la primera semana. Como ya hemos comentado (apartado 5.3.2.), en nuestra opinión ello se debió a los daños que sufrieron durante el repicado. No obstante, no se han encontrado diferencias significativas entre las tasas de supervivencia total ($\%supv$) y las calculadas a partir de la primera semana ($\%supv-1s$), ni en los tratamientos de *control con exclusión* (Wilcoxon: $N = 4$; $Z = 1,604$; $p = 0,109$), ni en los de *control* (Wilcoxon: $N = 4$; $Z = 1,826$; $p = 0,068$).

La supervivencia media de las plántulas fue bastante elevada. Concretamente, la de las plántulas procedentes de los tratamientos *control con exclusión* fue del $84,4\% \pm 13,3$ si se tiene en cuenta la primera semana ($\%supv$), y del $89,7\% \pm 10,9$ si esta semana no se considera ($\%supv-1s$). Igualmente, la supervivencia media de las plántulas de los tratamientos *control* fue del $73,1\% \pm 18,9$, si se tiene en cuenta la primera semana, y del $90,6\% \pm 12,6$ si esta semana no se considera. Las diferencias en la tasa de supervivencia de las plantas procedentes de los tratamientos *control con exclusión* y *control* no son significativas, ni considerando la primera semana (Wilcoxon: $N = 4$; $Z = 0,730$; $p = 0,465$), ni considerando los datos a partir de ella (Wilcoxon: $N = 4$; $Z = 0,534$; $p = 0,593$).

Tabla 5.4.14. Incidencia de los heteromorfismos sexuales en las poblaciones naturales. Resultados de los Chi-test. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Táxones	X ² _{obs}	Sig.
ED	113,24	< 0,001
EC	87,878	< 0,001
EO	55,913	< 0,001
EOS	77,886	< 0,001

5.4.3. INCIDENCIA DE LOS HETEROMORFISMOS SEXUALES Y DE LA HETEROCROMÍA FLORAL EN LAS POBLACIONES NATURALES

Las características de cada uno de los transectos se ofrecen en el Anexo IV- tabla 5.4.12. y el resumen de los datos mediante porcentajes en el Anexo IV- tabla 5.4.13. Los resultados relativos a las observaciones complementarias llevadas a cabo en *E. callithyrsum* (poblaciones del Barranco de Antona -ECUANT-; Aríñez -ECUARI-; Utáca -ECUU-; y Tenteniguada -ECT-), se describen en los apartados correspondientes de este taxon.

Antes de pasar a describir los resultados conviene destacar que durante nuestros años de estudio nunca hemos observado cambios de sexo o color en ninguno de los individuos estudiados.

5.4.3.1. Incidencia del heteromorfismo sexual

Los test realizados a partir de las frecuencias que presentan las diferentes formas sexuales en las poblaciones muestreadas (tabla 5.4.14.) indican que, con respecto a este carácter, dichas poblaciones no forman una unidad homogénea en ninguno de los táxones estudiados. Por lo tanto, las consideraremos como unidades independientes con respecto a él.

Es preciso señalar que en prácticamente todas las poblaciones se han encontrado individuos de todas las formas sexuales. El hecho de que su existencia no haya quedado siempre reflejada en los muestreos se debe a que en ocasiones su frecuencia es tan baja, que el método empleado no ha podido detectarlas.

E. decaisnei (figura 5.4.7.)

En tres de las once poblaciones estudiadas (Montaña de Amagro -EDA-; Ayacata -EDAY-; y Degollada de Tasartico -EDT-) los muestreos únicamente recogen la presencia de individuos hermafroditas (100%). De las ocho poblaciones restantes, sólo en una (Montaña de El Cedro -EDC-) el hermafroditismo no es la forma sexual predominante. En las otras siete (Agaete -EDAG-; Agüimes -EDAGÜ-; Barranco de Azuaje -EDAZ-; Caldera de Bandama -EDB-; Cercados de Araña -EDCA-; Hoya de Pineda -EDHP-; y Pico de Bandama -EDPB-), los individuos hermafroditas suponen entre el 56 y el 91% del total.

La ginodioecia es la segunda forma sexual predominante en la mayoría de las poblaciones. Sólo es mayoritaria en la población de la Montaña de El Cedro, en la que alcanza el 95,6% de todos los individuos (siendo el resto hermafroditas). En las poblaciones del Barranco de Azuaje, Caldera de Bandama y Cercados de Araña, el porcentaje de individuos femeninos se sitúa en torno al 30%, en la del Pico de Bandama alcanza el 26,%, en la de Hoya de Pineda el 15,8%, y las de Agaete y Agüimes valores cercanos al 10%.

La presencia de individuos intermedios y ginomonóicos es mucho más rara, y su frecuencia mucho menor que la de los individuos femeninos. Los muestreos sólo denuncian la presencia de los primeros en las poblaciones del Barranco de Azuaje (12,7%) y Caldera de Bandama (2,38%), y la de los segundos en las poblaciones de Hoya de Pineda (2,63%) y, de nuevo, el Barranco de Azuaje (1,82%).

Además, hemos observado que en general las zonas más antropizadas suelen registrar una mayor concentración de individuos femeninos e intermedios. Ello también se refleja en los datos obtenidos. Un buen ejemplo es el Barranco de Azuaje. Esta población, que se caracteriza por presentar un elevado porcentaje de ginodioecia (31%) y por ser la única en la que los muestreos han detec-

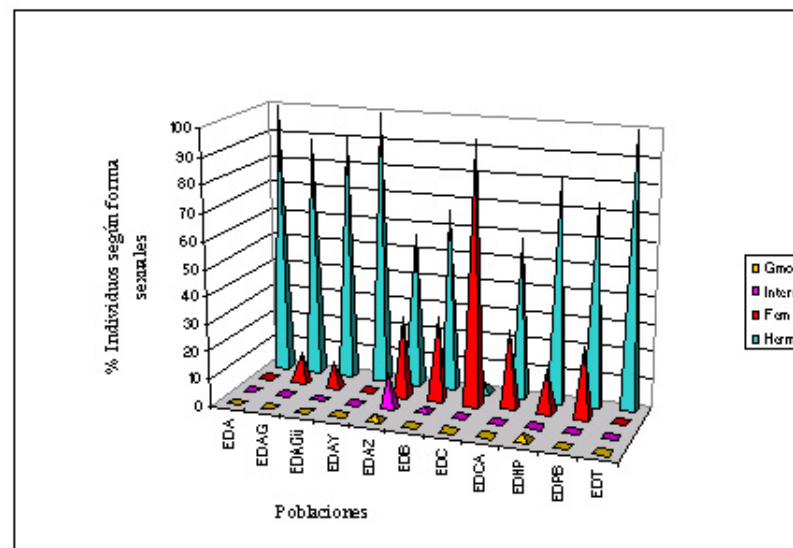


Figura 5.4.7. Incidencia de las formas sexuales en poblaciones naturales de *E. decaisnei*. Porcentaje de individuos hermafroditas (Herm), femeninos (Fem), intermedios (Inter), y ginomonóicos (Gmon). Los códigos de las poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

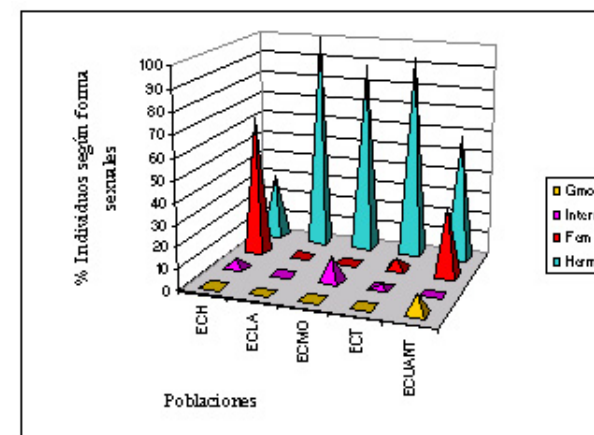


Figura 5.4.8. Incidencia de las formas sexuales en poblaciones naturales de *E. callithyrsum*. Porcentaje de individuos hermafroditas (Herm), femeninos (Fem), intermedios (Inter), y ginomonóicos (Gmon). Los códigos de las poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

tado formas intermedias (13%) y ginomonóicas (2%), se encuentra en una zona intensamente explotada por el hombre para el cultivo agrícola.

E. callithyrsum (figura 5.4.2.)

En la población natural de Aríñez (ECUARI) sólo se ha encontrado un individuo femenino, siendo todos los demás hermafroditas. Los cuatro individuos que componen el núcleo poblacional de Utíaca (ECUU) son hermafroditas.

La incidencia de las distintas formas sexuales es muy variable según las poblaciones. El hermafroditismo es la forma sexual claramente predominante en todas ellas, con excepción de la población de El Hornillo (ECH). En cinco de las siete poblaciones estudiadas (Las Lagunetas -ECLA-; Barranco de Los Mocanes -ECMO-; Tenteniguada -ECT-; Aríñez -ECUARI-; y Utíaca -ECUU-), la frecuencia de los individuos hermafroditas es muy alta (igual o mayor al 89%). Sólo en la población del Barranco de Antona (ECUANT) este porcentaje es sensiblemente menor (58,8%).

Tras el hermafroditismo, la ginodioecia es la forma sexual más común. La única excepción es el Barranco de los Mocanes, en la que este puesto lo ocupan las formas intermedias. Sólo en la población de El Hornillo los individuos femeninos son mayoritarios. De las seis poblaciones restantes, en cinco de ellas (ECLA, ECMO, ECT, ECUARI y ECUU) se calcula que la frecuencia de estos individuos no supera el 5%, mientras que en la del Barranco de Antona este porcentaje muy superior (32,3%).

Sólo se han detectado formas intermedias en tres poblaciones (El Hornillo, Barranco de Los Mocanes y Tenteniguada). En todas ellas, estos individuos suponen un porcentaje minoritario del total (4,35% ECH, 11,1% ECMO, 1,61% ECT). Con respecto a los individuos ginomonóicos, su presencia sólo ha

sido denunciada por los muestreos realizados en la población del Barranco de Antona (8,82%).

E. onosmifolium (figura 5.4.9.)

El hermafroditismo sigue siendo la forma sexual predominante. Es la forma mayoritaria en cinco de las seis poblaciones estudiadas: en tres de ellas presenta valores superiores al 80% (Ayacata- Pajonales -EOAP-; Degollada de la Cruz Grande -EOCG-; y Chira -EOCH-) y en las otras dos valores superiores al 60% (Ayacata -EOA- y Taidía -EOTAI-). En población de El Rincón (EORIN) el porcentaje de individuos hermafroditas es del 48,6%.

Se ha detectado la presencia de individuos femeninos en todas las poblaciones naturales. Su incidencia es muy variable entre ellas, oscilando entre un valor máximo del 48,6% en la población de El Rincón y uno mínimo del 1,85% en la de Chira. Sólo en el caso de El Rincón la proporción de individuos femeninos y hermafroditas es similar, pues en el resto de las poblaciones la incidencia de la ginodioecia es minoritaria.

Únicamente se ha detectado la presencia de formas sexuales intermedias en dos de las seis poblaciones muestreadas (Ayacata y El Rincón), en ambos casos con una frecuencia muy baja (1,12 y 2,78%, respectivamente). No se han observado formas ginomonóicas en la naturaleza, pero sí en individuos cultivados.

E. onosmifolium ssp. *spectabile* (figura 5.4.10.)

La incidencia de las diferentes formas sexuales es muy variable según las poblaciones. En la de la Montaña de El Cedro (EOSC), el 90,6% de los individuos son femeninos y el resto hermafroditas. En Guguy (EOSGG) la inciden-

cia de la ginodioecia es menor, aunque sigue siendo predominante (67,1%). En esta población se observa una mayor proporción de individuos hermafroditas (16,4%), así como la presencia de individuos intermedios (12,3%) y ginomonóicos (4,11%). En la población del Barranco de El Portezuelo, sin embargo, la mayoría está compuesta por individuos hermafroditas (80%). En esta población los niveles de ginodioecia (6,67%) son mucho menores que en las otras dos. También se ha observado en ella la presencia de individuos intermedios (4,44%), y una mayor incidencia de individuos ginomonóicos (8,89%).

5.4.3.2. Incidencia de la heterocromía floral

Tipo de color en la región apostapétala de la corola

E. decaisnei

A pesar de que se han observado otras formas cromáticas en esta especie (ver Capítulo 4, apartado 4.4.4.), en los muestreos sólo se han encontrado individuos cuyas corolas eran fundamentalmente de color blanco y azul ciano, con posibilidad de presentar tonos rosados en la zona de las escotaduras (figuras 4.4.66. y 4.4.69).

E. callithyrsum (figura 5.4.11.)

Como ya ha sido explicado en el Capítulo 4 (apartado 4.4.4.), el color de la región apostapétala de la corola en *E. callithyrsum* se caracteriza por una marcada heterocromía inter-individual (figura 5.4.12.). En este sentido, los resultados del Chi-test ($\chi^2_{\text{obs}} = 153,253$; $p < 0,001$) indican que las poblaciones muestrea-

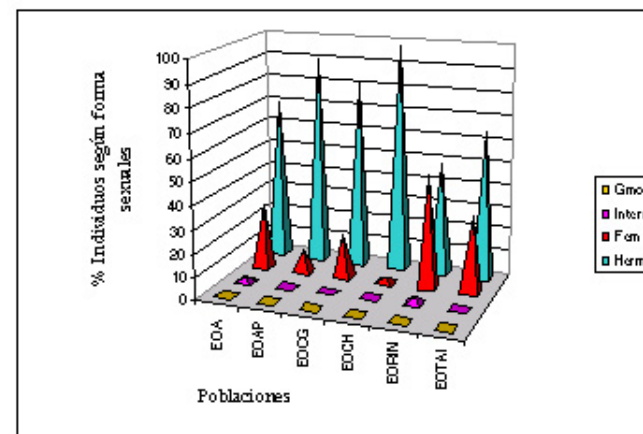


Figura 5.4.9. Incidencia de las formas sexuales en poblaciones naturales de *E. onosmifolium*. Porcentaje de individuos hermafroditas (Herm), femeninos (Fem), intermedios (Interm), y ginomonóicos (Gmon). Los códigos de las poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

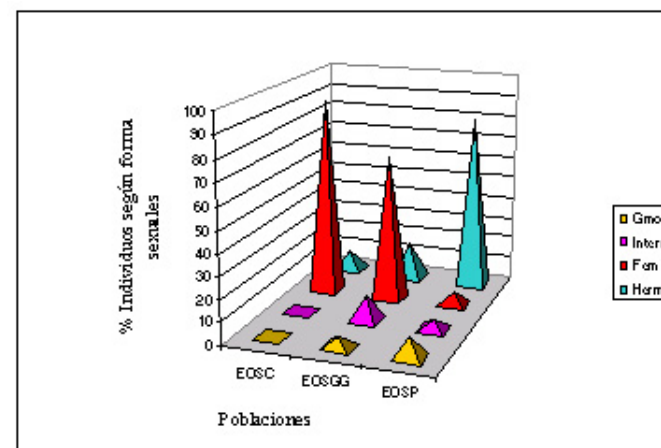


Figura 5.4.10. Incidencia de las formas sexuales en poblaciones naturales de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Porcentaje de individuos hermafroditas (Herm), femeninos (Fem), intermedios (Interm), y ginomonóicos (Gmon). Los códigos de las poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

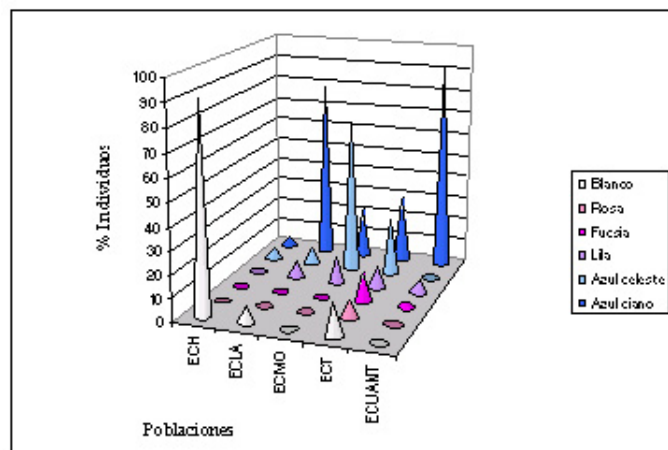


Figura 5.4.11. *E. callithyrsus*, incidencia de los colores de la región apostapétala de la corola en las poblaciones naturales. Los códigos de dichas poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

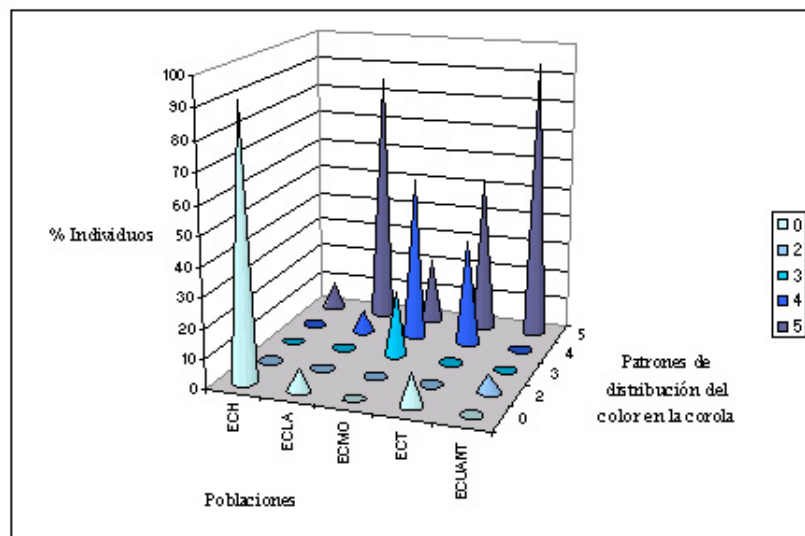


Figura 5.4.13. *E. callithyrsus*, incidencia de los patrones de distribución de color en la corola en las poblaciones naturales. Los códigos de dichas poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

das no forman una unidad homogénea. Por lo tanto, para este carácter las trataremos de manera independiente:

- Población natural de El Hornillo (ECH): la gran mayoría de sus individuos presentan corolas de color blanco (91,3%). En el resto son de color azul celeste o azul ciano (4,35% en ambos casos).
- Población natural de Las Lagunetas (ECLA): aunque en la mayoría de los individuos la corola es de color azul ciano (78,6%), también se han encontrado individuos con corolas blancas, lilas y de color azul celeste (7,14% en los tres casos).
- Población natural de Barranco de Los Mocanes (ECMO): la mayoría de sus individuos presentan corolas de color azul celeste (66,7%). En menor proporción se han encontrado individuos con corolas de color azul ciano (22,2%) o lila (11,1%).
- Población natural de Tenteniguada (ECT): de todas las poblaciones de *E. callithyrsus* ésta es la que presenta una mayor diversidad de formas heterocrómicas, tanto por el número de sus variantes como porque éstas se reparten de manera más equilibrada que en las demás poblaciones. La mayor parte de los individuos son de color azul ciano o azul celeste (29,4 y 25,0%, respectivamente). Les siguen los de corola blanca y rosa (13,7% en ambos casos), los de corola lila (9,68%), y finalmente los de corola fucsia (8,06%). Además de estos datos cabe señalar que durante las visitas de campo hemos encontrado varios individuos de color azul genciana.
- Población natural de Barranco de Antona (ECUANT): se caracteriza porque la gran mayoría de sus individuos (91,2%) tienen corolas de color azul ciano, con una incidencia menor de individuos de corola lila (5,9%) y rosada (2,9%). Además, se ha observado la presencia de individuos de



Figura 5.4.12. Heterocromía floral en *E. callithyrsum*. A: flores blancas; B: flores rosadas; C: flores fucsias; D: flores azul celeste; E: flores azul ciano; F: flores azul genciana; G: inflorescencia al inicio de la floración.

flor blanca, fucsia, azul celeste y azul genciana. También se han observado varios individuos, todos ellos femeninos, cuyo color era azul genciana en toda la región apostapétala de la corola excepto en la zona de las escotaduras, en la que era rojo.

- Población natural de Aríñez (ECUARI): todos los individuos conocidos son de color azul ciano.
- Población natural de Utíaca (ECUU): de los cuatro individuos que componen este pequeñísimo núcleo poblacional, uno es de color rosado, otro fucsia y dos son azules.

Por último destacar que, según nuestras observaciones, la inmensa mayoría de los individuos con corolas de color azul genciana son femeninos.

E. onosmifolium

Se ha observado la existencia de heterocromía floral con respecto al color de la región apostapétala de la corola. Según los resultados del Chi-test ($\chi^2_{\text{obs}} = 31,817$; $p = 0,048$), existen diferencias significativas en la frecuencia de los distintos tipos según las poblaciones naturales. Por lo tanto, al igual que en el caso anterior, las trataremos de manera independiente en relación a este carácter.

Los muestreos han detectado la existencia de este tipo de heterocromía en cuatro de las seis poblaciones muestreadas (Ayacata -EOA-; Ayacata- Pajonales -EOAP-; El Rincón -EORIN-; y Taidía -EOTAI-). No obstante, en todas ellas la inmensa mayoría de los individuos presentan color blanco en la zona superior de su corola. En las otras dos poblaciones (Degollada de la Cruz Grande -EOCG- y Chira -EOCH-) el 100% de los individuos tienen corolas de color blanco en su región apostapétala.

El nivel máximo de heterocromía floral en este carácter corresponde a la población de Ayacata (13,5%), seguido por Taidía (3,78%), El Rincón (1,39%) y, finalmente, Ayacata- Pajonales (1,27%). La población de Ayacata presenta el mayor número de variantes cromáticas, encontrándose en esta población individuos con corolas rosas (1,12%), fucsias (5,62%), lilas (2,25%) y de color azul celeste (5,62%). En Taidía se han encontrado variantes de color rosa y azul celeste (1,89% en ambos casos). En las otras dos poblaciones (Ayacata-Pajonales y El Rincón) sólo se han detectado variantes de color azul celeste (figura 4.4.72).

E. onosmifolium ssp. spectabile

En las poblaciones de la Montaña de El Cedro (EOSC) y Guguy (EOSGG) sólo se han observado individuos de corolas completamente blancas. En el Barranco de El Portezuelo (EOSP), aunque la inmensa mayoría de los individuos poseen este tipo de flores, también se han observado individuos cuyas corolas presentan un color muy suave, que es rosado durante las primeras etapas del desarrollo floral y se vuelve de color azul celeste en el estadio 5 (figura 4.4.19). Lamentablemente no disponemos de datos que permitan cuantificar la incidencia de estos individuos.

Patrones de distribución del color en la región apostapétala de la corola (ver Capítulo 4, apartado 4.4.4. Figuras 4.4.67 y 4.4.68)

E. decaisnei (figura 4.4.69.)

A diferencia del carácter anterior, con respecto a éste sí se han observado variantes heterocrómicas. De acuerdo con los resultados del Chi-test ($\chi^2_{\text{obs}} =$

17,376; $p=0,074$) podemos considerar conjuntamente todas las poblaciones de *E. decaisnei* como una unidad homogénea.

En este taxon la gran mayoría de los individuos (98%) presentan un patrón de tipo 1, habiéndose encontrado variantes en sólo cuatro de las once poblaciones muestreadas (Agüimes -EDAGÜ-; Cercados de Araña -EDCA-; Pico Bandama -EDPB-; y La Caldera de Bandama -EDB-). En todos los casos dichas variantes consistían en individuos con un patrón de distribución de tipo 2, siendo siempre baja la incidencia de este tipo de individuos (EDAGÜ, 8,70%; EDCA, 8,33%; EDPB, 2,72%; y EDB, 2,38%). De acuerdo con nuestras observaciones, existen individuos con un patrón de tipo 2 en varias de las poblaciones en las que su presencia no queda reflejada en los muestreos. En todas ellas, la presencia de dichos individuos es muy rara. Además, en la Caldera de Bandama se ha encontrado un individuo que presentaba un patrón de distribución de tipo 5.

E. callithyrsum (figura 5.4.13.)

A excepción del patrón de tipo 1, en *E. callithyrsum* se han encontrado todos los tipos definidos de distribución del color en la región apostapétala de la corola. El Chi-test dio un resultado significativo ($\chi^2_{\text{obs}} = 176,164$; $p < 0,001$), por lo que para este carácter consideraremos de manera independiente cada una de las poblaciones:

- Población natural de El Hornillo (ECH): esta población se caracteriza por ser la única en la que la gran mayoría de las flores (91,3%) exhiben un patrón de tipo 0. Como veremos a continuación, en el resto de las poblaciones este patrón es minoritario o incluso no ha sido detectado en los muestreos. El resto de los individuos (8,7%) tienen flores con un patrón de distribución de tipo 5.

- Población natural de Las Lagunetas (ECLA): en la mayoría de los individuos (85,7%) el color de la corola sigue un patrón de tipo 5. En el resto, el patrón es de tipo 0 ó de tipo 4 (7,14% en ambos casos).
- Población natural del Barranco de Los Mocanes (ECMO): las flores de algo más de la mitad de todos los individuos (55,5%) tienen un patrón de tipo 4. Los restantes presentan, en una proporción similar, flores con patrón de tipo 3 ó flores con patrón de tipo 5 (22,2% en ambos casos).
- Población natural de Tenteniguada (ECT): algo más de la mitad de los individuos de esta población (52,4%) tienen flores con un patrón de tipo 5. De los restantes, el 36,3% tienen flores con patrón 4 y el 11,3% flores con un patrón de tipo 0.
- Población natural del Barranco de Antona (ECUANT): en la gran mayoría de los individuos (94,1%) las flores tienen un patrón de tipo 5. En los restantes (5,9%), dicho patrón es de tipo 2. Durante nuestras visitas de campo a esta población hemos encontrado algunos individuos de corola blanca y, por lo tanto, con un patrón de distribución de tipo 0.
- Poblaciones naturales de Aríñez (ECUARI) y Utíaca (ECUU): según nuestras observaciones, en ambas poblaciones el 100% de los individuos presentan flores con un patrón de distribución de tipo 5.

Por otro lado, se confirma la existencia de una relación significativa entre el color de la región superior de la corola y su patrón de distribución (Chi-test: $\chi^2_{\text{obs}} = 269,466$; $p < 0,001$). Si se analiza el porcentaje de los distintos patrones de distribución correspondientes a cada tipo de color (tabla 5.4.15.), se observan las siguientes asociaciones:

- las corolas blancas, por definición, siempre presentan un patrón de tipo 0.

Tablas 5.4.15. Incidencia de la heterocromía floral en las poblaciones naturales de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*. Porcentaje total de individuos por taxon de acuerdo con el tipo de color de la región superior de la corola y: 1. sus patrones de distribución del color ; 2. el color de los filamentos estaminales.

Color corola	Patrones de distribución del color					Color filamentos estaminales		
	1	2	3	4	5	Blanco	Rosado	Púrpura
<i>E. callithyrsum</i>								
Blanco	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	37,50	19,35	3,85
Rosado	0,00	0,00	0,00	50,00	50,00	7,81	8,06	0,00
Fucsia	0,00	0,00	0,00	44,44	55,56	6,25	16,13	5,13
Lila	0,00	0,00	0,00	18,75	81,25	10,94	3,23	8,97
Azul celeste	0,00	0,00	2,56	76,92	20,51	21,88	22,58	14,10
Azul ciano	0,00	0,00	1,22	6,10	92,68	15,63	30,65	67,95
<i>E. onosmifolium</i>								
Blanco	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	97,69	20,00	28,57
Rosado	0,00	0,00	0,00	50,00	50,00	0,00	20,00	14,29
Fucsia	0,00	0,00	0,00	40,00	60,00	0,29	20,00	42,86
Lila	0,00	0,00	50,00	50,00	0,00	0,29	0,00	14,29
Azul celeste	0,00	0,00	0,00	87,50	12,50	1,73	40,00	0,00

- las corolas rosadas, en la mitad de los casos presentan un patrón de tipo 4 y en la otra mitad de tipo 5.
- las corolas fucsias siguen en el 44,4% de los casos un patrón de tipo 4, y en el 55,6% un patrón de tipo 5.
- las corolas de color azul celeste muestran en la mayoría de los casos (76,9%) un patrón de tipo 4, en menor medida este patrón es de tipo 5 (20,5%), y sólo de manera puntual uno de tipo 3 (2,6%).
- las corolas azul ciano siguen casi siempre un patrón de tipo 5 (92,7%), en ocasiones uno de tipo 4 (6,10%), y raramente un patrón de tipo 3 (1,22%).

E. onosmifolium (figura 4.4.72)

Los resultados del Chi-test ($\chi^2_{\text{obs}} = 26,824$; $p = 0,059$) no fueron significativos. Por lo tanto, para este carácter consideraremos conjuntamente los resultados de todas las poblaciones como una unidad homogénea.

La inmensa mayoría de los individuos de este taxon (96,7%) presentan un patrón de líneas de tipo 0 (lo cual es lógico dado que la inmensa mayoría de los individuos tienen corolas blancas). En el resto de los individuos el patrón de distribución suele ser de tipo 4 (2,3%) ó 5 (1,06%). Sólo en la población de Ayacata (EOA) se han encontrado individuos con un patrón de tipo 3 (aunque con una frecuencia muy baja, del 1,12%).

El resultado del Chi-test indica que, al igual que en el caso anterior, existe una relación significativa entre el color de la región superior de la corola y su

patrón de distribución ($\chi^2_{\text{obs}} = 608,847$; $p < 0,001$). Analizando los porcentajes de los patrones de distribución correspondientes a cada tipo de color (tabla 5.4.15.), se observa la existencia de las siguientes asociaciones:

- las corolas blancas (por definición) siempre presentan un patrón de tipo 0.
- las corolas rosadas en la mitad de los casos presentan un patrón de tipo 4 y en la otra mitad de tipo 5.
- las corolas fucsias siguen en el 40% de los casos un patrón de tipo 4 y en el 60% un patrón de tipo 5.
- las corolas de color lila siguen en el 50% de los casos un patrón de tipo 3 y en el otro 50% uno de tipo 4.
- las corolas de color azul celeste en la mayoría de los casos (87,5%) muestran un patrón de tipo 4, y en el resto un patrón de tipo 5.

E. onosmifolium spp. spectabile

Los pocos individuos observados con corola de un color distinto al blanco pertenecen a la población del Barranco de El Portezuelo (EOSP). Todos ellos presentaban un patrón de distribución de tipo 4.

Color de los filamentos estaminales

E. decaisnei

En todos los casos los filamentos estaminales de las flores muestran un color intensamente rosado o púrpura en los dos tercios basales de su longitud (figura 4.3.16).

E. callithyrsium (figura 5.4.14.)

Al igual que sucede con el color en la región superior de la corola y su patrón de distribución, también el color de los filamentos estaminales de las flores difiere significativamente entre poblaciones (Chi-test: $\chi^2_{\text{obs}} = 48,200$; $p < 0,001$), por lo que serán analizadas de manera independiente para este carácter.

En seis de las siete poblaciones estudiadas, la mayoría de los individuos presentan filamentos estaminales rosados. En cuatro de estas poblaciones (Las Lagunetas -ECLA-; Barranco de Antona -ECUANT-; Aríñez -ECUARI-; y Utiaca -ECUU-) los muestreos no han detectado individuos de estambres blancos. En todas ellas excepto ECUU, la mayoría de los individuos poseen estambres intensamente rosados o púrpuras (100% ECUARI; 79,4% ECUANT; 57,1% ECLA). Los cuatro individuos que componen la población ECUU presentan estambres de color suavemente rosado. Las otras dos poblaciones son Tenteniguada (ECT) y el Barranco de Los Mocanes (ECMO). En la primera de ellas, se ha encontrado un 40,3% de individuos con estambres blancos, un 29,0% con estambres suavemente rosados, y un 30,6% con estambres intensamente rosados/ púrpuras. En el Barranco de Los Mocanes (ECMO) la proporción de individuos con estambres blancos e intensamente rosados o púrpuras es similar entre sí, e igual al 22,2%. La mayoría de los individuos (55,5%) de esta población tienen estambres suavemente rosados.

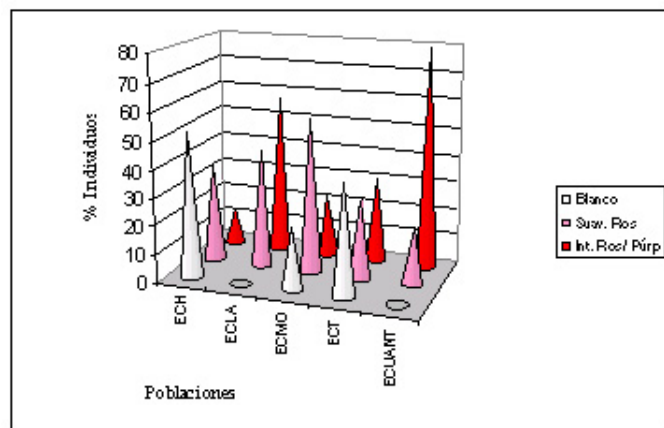


Figura 5.4.14. *E. callithyrsum*, incidencia del color de los filamentos estaminales en las poblaciones naturales. Los códigos de dichas poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

El Hornillo (ECH) es la única población en la que los individuos de estambres blancos son la mayoría (52,2%). El resto presentan estambres suavemente rosados (34,8%), o de intensamente rosados a púrpuras (13,0%).

Los resultados del Chi-test ($\chi^2_{\text{obs}} = 62,691$; $p < 0,001$) indican la existencia de una asociación significativa entre el color de los filamentos estaminales y el de la región apostapétala de la corola. Tras analizar los porcentajes de los colores de filamentos estaminales correspondientes a cada tipo de color, se obtuvieron los siguientes resultados (tabla 5.4.15.):

- Los individuos cuyos estambres permanecen blancos durante el desarrollo de la flor pueden aparecer en flores de cualquier color aunque con mayor frecuencia lo hacen en aquellas de color blanco (37,5%), o en menor medida en las de color azul celeste (21,9%), siendo poco frecuentes en las flores de corola fucsia (6,25%).
- Los estambres de color rosado aparecen en flores de cualquier color. Son especialmente frecuentes en las flores de corola azul ciano (30,6%), azul celeste (22,6%) y, en menor medida, blanca (19,3%). Son poco frecuentes en las flores de corola lila (3,23%).
- Los estambres de color púrpura aparecen principalmente en flores de corolas azul ciano (67,9%) y, en menor medida, azul celeste (14,1%).

E. onosmifolium

Los resultados del Chi-test fueron significativos ($\chi^2_{\text{obs}} = 24,079$; $p = 0,013$). Por lo tanto, para este carácter consideraremos de manera independiente las distintas poblaciones.

En todas ellas, un porcentaje igual o superior al 90% de los individuos presentan filamentos de color blanco. En tres de ellas (Degollada de la Cruz Grande -EOCG-; Chira -EOCH-; y El Rincón -EORIN-) este porcentaje asciende al 100% de los individuos muestreados. En las otras tres poblaciones (Ayacata -EOA-; Ayacata- Pajonales -EOAP-; y Taidía -EOTAI-) se ha observado una presencia minoritaria de individuos con estambres más o menos rosados (4,49% EOA y 1,37% EOAP) y/o púrpuras (6,74% EOA y 1,89 EOTAI).

Al igual que en el caso de *E. callithyrsum*, también en este taxon se observa una asociación significativa entre el color de los filamentos estaminales y el color de la región apostapétala de la corola (Chi-test: $\chi^2_{\text{obs}} = 223,316$; $p < 0,001$). Del análisis de los porcentajes de los colores de los filamentos correspondientes a los distintos colores de la región superior de la corola (tabla 5.4.15.), se extraen los siguientes resultados:

- Los individuos cuyos estambres permanecen blancos durante el desarrollo de la flor aparecen casi siempre (97,7%) en flores de corola blanca, aunque se han observado flores de cualquier color excepto el rosa.
- Los estambres rosados se han observado en flores de cualquier color excepto el lila. Aparecen con mayor frecuencia en las de color azul celeste (40,0%), y en porcentajes similares en las restantes.
- Los estambres de color púrpura aparecen principalmente en flores de corola fucsia (42,9%), seguidas por las de color blanco (14,1%), rosado y lila (14,3% en ambos casos). No se han observado en flores de color azul celeste.

E. onosmifolium ssp. onosmifolium

Los estambres son invariablemente de color blanco.

Color del estilo

E. decaisnei

En todos los casos el estilo es de color blanco.

E. callithyrsum

En función de los resultados del Chi-test ($\chi^2_{\text{obs}} = 29,271$; $p < 0,001$), también para este carácter es preciso considerar las distintas poblaciones de manera independiente. En cuatro de las siete poblaciones estudiadas, más del 83% de todos los individuos presentan estilos blancos (82,6% El Hornillo -ECH-; 88,9% Barranco de Los Mocanes -ECMO-; 90,3% Tenteniguada -ECT-; y 97,1% Barranco de Antona -ECUANT-), y el resto rosados. En la población de Las Lagunetas (ECLA) se observa un ligero predominio de aquéllos con estilo rosado (57,1%, frente a un 42,9%). (figura 5.4.15.). En las poblaciones de Aríñez (ECUARI) y Utíaca (ECUU) todos los individuos poseen flores con estilos rosados.

E. onosmifolium

Los resultados del Chi-test fueron significativos ($\chi^2_{\text{obs}} = 21,295$; $p = 0,023$), por lo que también para este carácter se han tratado de manera independiente

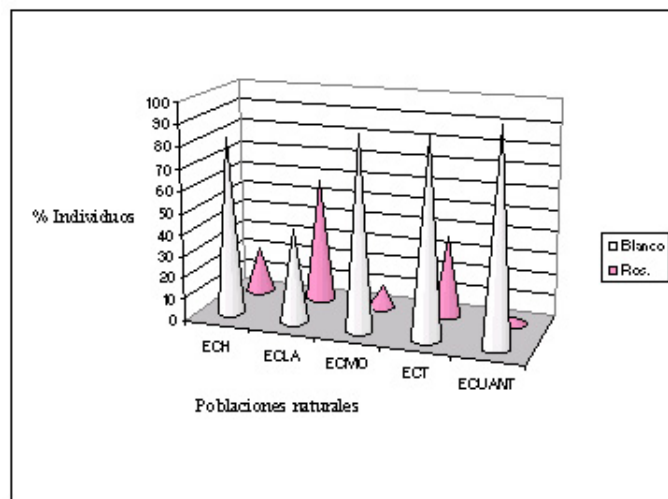


Figura 5.4.15. *E. callithyrsum*, incidencia del color del estilo en las poblaciones naturales. Los códigos de dichas poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

las distintas poblaciones. Al igual que los estambres, en todas las poblaciones el color del estilo es blanco en la gran mayoría de los individuos. En este sentido, sólo se han observado variaciones cromáticas en las poblaciones de Ayacata (EOA) y Taidía (EOTAI). En ambos casos, la frecuencia de los individuos con estilos rosados es baja, especialmente en la segunda de estas poblaciones (8,99% y 1,89%, respectivamente).

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

El estilo es siempre de color blanco.

5.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN

Grado de autocompatibilidad y de auto/ alogamia

Según nuestros resultados, ni en *E. decaisnei* ni en *E. callithyrsum* se produce agamospermia. Esto coincide con las observaciones que realizó BRAMWELL (1971) en otras especies leñosas del género (*E. bandiense*, *E. strictum*, *E. brevira-me*, *E. giganteum* y *E. aculeatum*), e indica que en todas ellas la reproducción tiene lugar exclusivamente por vía sexual.

En el capítulo anterior (apartado 4.5.4.) hemos visto que aunque las especies estudiadas son dicógamas, existen fases intermedias del ciclo floral en las que sería posible que se produjera autogamia espontánea (no mediada por vectores). El desarrollo de semillas en las flores de los tratamientos *control con exclusión* apoya estas observaciones y confirma que *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* pueden polinizarse mediante este sistema. La existencia de autogamia espontánea no es una novedad dentro del género, pues se ha confirmado con anterioridad en varias de sus especies (BRAMWELL, 1972a, OLEN-

SEN, 1988; DUPONT *et al*, 2004b), e incluso se han descrito adaptaciones específicas para ella en algunos grupos (GIBBS, 1971).

Una vez comprobada la existencia de autogamia espontánea, y teniendo en cuenta la alta frecuencia con que ésta puede llegar a producirse (ver más adelante), consideramos que el valor más adecuado para la tercera de las variables del índice OCI (CRUDEN, 1977) (*separación espacial de las anteras y el estigma*), es el cero (“*el contacto entre ambos es posible*”, ver apartado 5.4.1.). De acuerdo con ello:

- *E. decaisnei* se incluiría en la categoría de los táxones *parcialmente auto-compatibles, alógamos y con necesidad de polinizadores*. Aunque las medidas se realizaron sólo sobre flores en estadio 5, dado que el diámetro de éstas es menor que el de las flores en estadio 3 (ver Capítulo 4, apartado 4.5.3.1.), podemos considerar que ambos tipos pertenecen a la misma categoría OCI.
- *E. callithyrsium* también se incluiría en esta categoría cuando el diámetro frontal de la corola se midiera en flores en estadio 3. Pero si las medidas se realizaran en flores en estadio 5, entonces debería considerarse como un taxon *auto-compatible y con cierta dependencia de polinizadores*.
- Las dos subespecies de *E. onosmifolium* se incluirían en la categoría de táxones *auto-compatibles y con cierta dependencia de polinizadores*.

No obstante, la estimación del nivel relativo de alogamia mediante el índice OCI se debe considerar como un indicador general de los sistemas de cruzamiento y no como una prueba definitiva en sí misma (DAFNI, 1992). Por ello, a continuación vamos a comparar y discutir estos resultados con los obtenidos a través del índice P:O y de los experimentos de polinización manual.

Índice P:O de Cruden

No hemos encontrado ninguna estima previa del *ratio* polen-óvulo en el género *Echium*. En el conjunto de la familia los niveles P:O encontrados son muy dispares, oscilando desde los 99 granos de polen por óvulo de *Microsteris humilis* hasta los 230.313 de las formas pin de *Cryptantha flavoculata* (ERBAR & LANGLOTZ, 2005). De entre todas ellas, sólo algunas especies del género *Cryptantha*, poseen una razón P:O mayor que la de los táxones que nos ocupan.

Diversos estudios han demostrado que el *ratio* polen-óvulo puede variar dentro de una misma especie y de una misma población, según la posición de las flores en la inflorescencia, e incluso según los estambres de una misma flor (ver la revisión de ERBAR & LANGLOTZ, 2005). A pesar de ello, la producción particularmente elevada de granos de polen por óvulo que presentan *E. decaisnei*, *E. callithyrsium*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* nos permite afirmar que, según la categorías establecidas por CRUDEN (1977) (tabla 5.3.4.), su sistema de cruzamiento sería sin lugar a dudas la *xenogamia obligada*. Más aún, a pesar de que en todas ellas se puede producir autogamia (ver más arriba), los valores P:O obtenidos en las cuatro superan con creces el valor medio correspondiente a esa categoría. ¿Por qué?

En un artículo publicado en 1977, CRUDEN desarrolló una hipótesis según la cual el cambio evolutivo desde la xenogamia hacia la autogamia estaría acompañado por una reducción en la relación entre el número de granos de polen y el de óvulos (P:O). Basándose en ello, estableció unas categorías que permiten predecir el tipo de sistema de cruzamiento. La variación del *ratio* P:O en función del tipo de sistema de cruzamiento fue interpretada por CRUDEN (1977) en términos de eficacia de la polinización. En concreto, consideró que la dependencia que tienen los individuos xenógamos de vectores para la polinización hace que estén sometidos a una incertidumbre mayor que los autógamos y, por lo tanto, se vean en la necesidad de producir un mayor número de granos de

polen para asegurar la fecundación de todos sus óvulos. Posteriormente, algunos de los modelos evolutivos sobre la alocaión sexual de los recursos ofrecieron evidencias teóricas que explicaban y apoyaban la existencia de relaciones entre el coeficiente P:O y los sistemas de cruzamiento (ver referencias en DE JONG *et al.*, 1999), aunque en otros casos esos mismos modelos cuestionaban seriamente las bases evolutivas de algunas de estas interpretaciones (QUILLER, 1984; BARRETT *et al.*, 1997).

En cuanto a las evidencias empíricas, a pesar de que las predicciones establecidas por CRUDEN (1977) a partir de la razón P:O han sido confirmadas en múltiples ocasiones (ver, por ejemplo, NAVARRO *et al.*, 1993) también se han encontrado importantes discrepancias. Este hecho es lógico si se tiene en cuenta la gran cantidad de factores que pueden afectar a la relación polen-óvulo (ERBAR & LANGLOTZ, 2005), como por ejemplo: la eficacia de los vectores de polinización (CRUDEN, 1977 y 2000); el grado de estabilidad en la disponibilidad de polinizadores (CRUDEN, 1977); la existencia de diversos mecanismos que incrementan la eficacia de la polinización (CRUDEN & JENSEN, 1979; CRUDEN, 2000); el tipo de sistema de cruzamiento (p.e. existencia o no de ginodioecia –CRUDEN, 2000–); factores ambientales como el estatus nutricional o la predación (CRUDEN, 2000); diferentes estrategias reproductivas para aumentar la calidad de los cigotos (ERBAR & LANGLOTZ, 2005–); etc... Por lo tanto, aunque a gran escala la relación P:O refleja el sistema de cruzamiento, cada caso ha de ser estudiado en relación con su síndrome de polinización (DAFNI, 1992).

En el caso de los táxones que nos ocupan la explicación que resulta más probable para justificar su altísima producción de polen, es que éste sirva como recompensa floral (ver Capítulo 4, apartado 4.5.3.2.a.). Por ello consideramos que en estas especies el índice P:O no es un predictor adecuado de los sistemas de cruzamiento en sentido estricto. Ahora bien, en el capítulo anterior examinamos varias características de la biología floral de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E.*

onosmifolium y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* que podrían indicar la existencia de diferentes mecanismos de promoción de la alogamia (apartados 4.5.3., 4.5.4., 4.5.5. y 4.5.6.), entre ellos la propia producción de polen como una forma de recompensa. Además, a través de su estudio conjunto llegamos a la conclusión de que probablemente las flores en fase masculina se comportan de una manera más alógama que durante su fase femenina. En este contexto, la alogamia intrínseca que puede conllevar una alta producción de polen se vería reforzada por la de todo un conjunto de rasgos florales (p.e. protandria, disposición desplegada de los lóbulos de la corola, alta producción de néctar, etc...). Como veremos a continuación, en estos táxones la auto-fecundación conlleva importantes desventajas reproductivas. Una fuerte promoción de la alogamia durante la fase masculina de la flor podría suponer una mayor dispersión del polen hacia otros individuos y, con ello, una mejora del éxito reproductivo a través de la función masculina (WILLSON, 1979). Esta hipótesis se vería reforzada al tratarse de especies ginodioicas (DELPH, 1990), es decir, en las que siempre existe un conjunto de gineceos que necesariamente han de ser fecundados con polen procedente de otros individuos. Desde este punto de vista, pensamos que los resultados del índice P:O de alogamia se deberían interpretar más que como una evidencia de que estos táxones son *xenógamos obligados*, como un reflejo del importante esfuerzo reproductivo que realizan para favorecer la xenogamia.

Cruzamientos artificiales

De acuerdo con el origen del polen, podemos considerar que los tratamientos de *geitonogamia* y *control con exclusión* son similares (100% polen auto). Si tenemos en cuenta que sólo en los primeros se aseguró la polinización (manual) de todas las flores, es de esperar que en cada taxon las diferencias entre ambos tratamientos se deban principalmente a una falta de polinización adecuada de las flores de los de *control con exclusión*.

En el caso de *E. decaisnei*, la producción de frutos por flor es el doble en los tratamientos de *geitonogamia* que en los de *control con exclusión*, y lo mismo sucede con la producción de semillas por óvulo. El otro taxon en el que se han realizado estos dos tratamientos es *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En él los resultados son similares a los de *E. decaisnei* pero las diferencias entre tratamientos son algo menores. Concretamente, tanto la producción de frutos por flor como la de semillas por óvulo son aproximadamente una vez y media mayores en los tratamientos de *geitonogamia* que en los de *control con exclusión*. La similitud de los resultados obtenidos al analizar el porcentaje de frutos por flor y el de semillas por óvulo se explica porque, para cada taxon y tratamiento, la relación que mantienen estas variables entre sí es muy parecida (en torno al doble en *E. decaisnei* y al cuádruple en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*).

De lo dicho anteriormente se deduce que si bien en los dos táxones el porcentaje de flores en las que puede llegar a producirse autogamia espontánea es bastante elevado, ésta no llega a efectuarse con éxito en el cien por cien de los casos. Basándonos en las diferencias encontradas en la producción de frutos por flor entre ambos tratamientos, podemos decir que la tasa de autogamia espontánea alcanza el 50% de las flores de *E. decaisnei* y el 66,7% de las de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estos resultados confirman las predicciones que se derivaban del estudio de la estructura y biología florales de estas especies, relativas a la eficacia de los mecanismos de protandria en cada una de ellas (ver Capítulo 4, apartado 4.5.4.). Según dichas predicciones, estos mecanismos probablemente serían más eficaces en *E. decaisnei* que en cualquiera de los tres táxones de *Virescentia* y, dentro de este grupo, algo más en *E. callithyrsum* que en las dos subespecies de *E. onosmifolium*. De acuerdo con nuestros resultados y estas predicciones, la tasa de autogamia esperable para *E. onosmifolium* sería similar a la de la subespecie *spectabile*, y la de *E. callithyrsum* algo menor, pero en cualquier caso más alta que la de *E. decaisnei*. Los experimentos llevados a cabo por

DUPONT *et al.* (2004) en *E. wildpretii* revelan una tasa de autogamia similar a la encontrada en *E. decaisnei*.

Debemos indicar que en nuestra opinión estos resultados no son extrapolables a las flores que se encuentran en régimen de polinización natural. En los tratamientos de *control con exclusión* se excluye la posibilidad de cualquier visita y, por lo tanto, las anteras mantienen prácticamente intacta su carga de polen durante todo el tiempo de vida de la flor. Consecuentemente, es de esperar que en aquéllos casos en los que el estigma entre en contacto con ellas sea más probable que resulte polinizado que si se tratara de flores “naturales”, en las que normalmente la mayor parte del polen es retirado de las anteras antes de que pueda producirse autogamia (ver Capítulo 4, apartados 4.4.1.2. y 4.5.4.). Por lo tanto, lo más probable es que en condiciones naturales la tasa de autogamia espontánea sea menor.

Por otro lado, si lo que comparamos es un mismo tipo de manipulación, entonces las diferencias encontradas serían atribuibles al origen del polen y los tratamientos a comparar serían los de *geitonogamia* (auto- polen) y *xenogamia* (xeno- polen). En el caso de *E. decaisnei* los resultados de ambos tratamientos son muy similares entre sí, tanto en la producción de frutos por flor como de semillas por óvulo. Por lo tanto, a este nivel no se ha encontrado ningún indicio de que en *E. decaisnei* el origen del polen afecte a la fecundidad. Ello coincide con los resultados del índice de autocompatibilidad de DAFNI (1992), según el cual este taxon debería considerarse como *altamente auto-compatible*.

En el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* tanto la producción de frutos por flor como la de semillas por óvulo es mayor en los tratamientos de *geitonogamia* que en los de *xenogamia*. Sin embargo, según el índice de autoincompatibilidad de DAFNI (1992) debería considerarse como un taxon *ligeramente auto-compatible*. En nuestra opinión, la explicación más plausible es que las adversas condiciones meteorológicas que acompañaron al desarrollo de estos experimentos

hayan interferido en sus resultados. Por lo tanto, creemos prudente no emitir ningún juicio sobre los posibles efectos del origen del polen sobre la fecundidad en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* basándonos en ellos.

Finalmente, de la comparación de los tratamientos en los que se realizaron manipulaciones (*control con exclusión*, *geitonogamia* y *xenogamia*) y los de *control* (flores en régimen de polinización natural), podemos subrayar varios aspectos. En primer lugar cabe destacar que en los tres táxones tanto la producción de frutos por flor como de semillas por óvulo es mayor en los tratamientos *control* que en los demás. Al menos en parte, esta reducción de la fecundidad podría estar provocada por los embolsamientos. Como ya hemos explicado, lamentablemente nos es imposible valorar el alcance de esta posibilidad. A pesar de ello, el hecho de que la fecundidad de los tratamientos *control* sea mayor que la de aquellos en los que se garantizó manualmente la polinización de todas las flores (*geitonogamia* y *xenogamia*), puede considerarse como un indicio de que en condiciones naturales estos táxones no presentan deficiencias en su polinización.

Por contra, en los tres táxones, la menor fecundidad es la de las flores de los tratamientos de *control con exclusión*. Según nuestros resultados, entre los tratamientos de *control* y *control con exclusión* se produce una importantísima reducción en la fecundidad que, en términos de producción frutal (%*frfl*), es del 56% en *E. decaisnei*, del 65% en *E. callithyrsum* y del 68% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estos datos ponen de manifiesto que a pesar de que en estos táxones la autogamia espontánea puede funcionar como mecanismo de polinización, en condiciones naturales los vectores de polinización desempeñan un papel fundamental en dicho proceso. En parte ello se debe a que aseguran la polinización de las flores (como hemos visto, las flores en régimen de polinización natural no presentan deficiencias en su polinización), y en parte a que incrementan la tasa de cruzamientos alógamos (ver más adelante). Teniendo en cuenta que la tasa de autogamia espontánea de *E. decaisnei* es menor que la de los táxones de *Virescentia*, se puede deducir que en *E. callithyrsum* y, especialmente, *E. onosmifo-*

lium ssp. *spectabile* esta reducción de la fecundidad probablemente se debe a que son especies más auto-incompatibles y/o con un mayor nivel de depresión por endogamia.

Otro dato de interés es que en los tres táxones y cualquiera que sea el tratamiento elegido, la producción de frutos por flor nunca alcanza el 100%. La máxima producción corresponde siempre a los tratamientos de *control*, por lo que es posible que los embolsamientos provoquen una cierta disminución de la fecundidad a este nivel. Sin embargo, deben existir otras causas. Una de ellas es que estas especies soporten cargas genéticas, como consecuencia de las cuales los cigotos aborten en las etapas tempranas del desarrollo. Esto puede pasar tanto en especies predominantemente autógamias (*sensu lato*, CHARLES-WORTH, 1989), como en el caso de especies alógamas (p.e. como consecuencia de la acumulación de alelos letales y subletales, WIENS, 1984). Según BURD (1994), si el principal factor responsable de la reducción de la fecundidad es la recepción de polen compatible, entonces sería de esperar que al aumentar el nivel de xenogamia aumentase el éxito reproductivo femenino, mientras que si el principal factor es la existencia de lastre genético, dicho aumento no debería producir un incremento significativo de la fecundidad. En este sentido, los únicos datos disponibles son los de *E. decaisnei* (ver más arriba). En este taxon, la producción de frutos por flor en los tratamientos de *geitonogamia* y *xenogamia* son muy parecidos. Dado que la diferencia principal entre ambos tratamientos es el origen del polen, debemos suponer que en este taxon la reducción en la producción frutal se debe a un fenómeno de depresión por endogamia.

Por otro lado, en los tres táxones y cualquiera que sea el tratamiento elegido, la producción de frutos por flor es mayor que la de semillas por óvulo. Esta diferencia supone en todos ellos una gran reducción de la fecundidad, de entorno al 50% en *E. decaisnei*, al 66,7% en *E. callithyrsum*, y entre el 66,7 y el 75% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Además, dentro de cada taxon, es mayor en los tra-

tamientos en el que el origen del polen es auto (*control con exclusión* y *geitonogamia*), especialmente en el caso de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Un motivo que podría explicar esta disminución de la fecundidad es la falta de polen suficiente para fecundar los cuatro óvulos. Sin embargo, consideramos que ésta es una hipótesis poco probable porque dicha reducción se mantuvo en aquellos tratamientos en los que mediante polinizaciones artificiales se aseguró la polinización de todas las flores, con un número suficiente de granos de polen para fecundar todos los óvulos (es decir, en los tratamientos de *xenogamia* y *geitonogamia*).

Otra explicación podría ser que faltaran recursos para desarrollar las cuatro semillas de cada flor y/o las condiciones ambientales no fueran las adecuadas para ello (STEPHENSON, 1981; WYATT, 1982; CHARLESWORTH, 1989; KAYE, 1999; TORRES & GALETTO, 1999). En este sentido hay que señalar que aunque las plantas se encontraban sembradas en el vivero, en condiciones óptimas para su desarrollo y, en principio, con recursos suficientes, la ola de calima pudo ocasionar dificultades en el desarrollo de las semillas, cuyo alcance no podemos valorar.

Además de las anteriores, otra opción es que existan patrones fijos de abortión de óvulos y/o embriones (KORBECKA *et al.*, 2002). CASPER & WIENS (1981) propusieron la hipótesis de que en algunas especies, con independencia de los niveles de polinización y de la disponibilidad de recursos, se pudiera producir de manera sistemática la abortión de un determinado porcentaje de óvulos por fruto. Dentro del grupo de las boragináceas, son dos las especies en las que se ha comprobado este fenómeno: *Cryptantha flava* (CASPER, 1984) y *Cynoglossum officinale* (MELSER & KLINKHAMER, 2001). En ambas se ha demostrado la existencia de patrones fijos de abortión de embriones viables y en el caso de *Cryptantha flava* se ha comprobado, además, la existencia de un patrón fijo de abortión de óvulos. Asimismo, en las dos especies se han encon-

trado pruebas de que dichos patrones podrían estar basados en la selección de los embriones de mejor calidad y, en el caso de *Cryptantha flava*, se cree que también podrían estar relacionados con la dispersión de los frutos (ver Capítulo 4, apartado 4.5.7.; CASPER & WIENS, 1981; CASPER, 1984).

A pesar de que no ha sido demostrada la existencia de un fenómeno similar en el género *Echium*, se han encontrado evidencias de que en *E. vulgare* la producción de semillas por flor podría estar determinada genéticamente (MELSER *et al.*, 1999). Nuestros resultados indican que tanto en *E. callithyrsum* como en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la producción de núculas por fruto no es aleatoria, sino que en ambos casos el número de frutos con una núcula es significativamente mayor que el esperable por azar, mientras que existe un déficit significativo de frutos que desarrollan dos o más núculas. Estos resultados pueden considerarse como un indicio de que en ambas especies podrían existir patrones fijos de abortión de óvulos y/o embriones. En el caso de *E. decaisnei*, aunque en las flores en régimen de polinización natural (tratamientos *control*) el número de frutos que desarrollan una sola núcula es mayor que el esperable por azar, las diferencias no son significativas.

BRAMWELL (1971 y 1972a), tras realizar experimentos similares en otras especies leñosas del género, concluyó que de acuerdo con la producción observada de semillas por óvulo de los tratamientos de *xenogamia* y *control con exclusión*, en todas ellas existía un alto grado de auto-incompatibilidad homomórfica. Nuestros resultados no coinciden con los de este estudio (ver a continuación). Además, en nuestra opinión, sus conclusiones no están avaladas por el propio diseño experimental que se empleó. Volviendo a nuestros táxones, hasta este punto del proceso reproductivo no hemos encontrado indicios de que existan fenómenos de auto-incompatibilidad en *E. decaisnei*. Con respecto a los dos táxones de *Virescentia*, aunque se han encontrado pruebas de una reducción de la fecundidad asociada a los auto-cruces que podrían ser consecuencia de la existencia de algún sistema de autoincompatibilidad homomórfico, éstas no son

suficientes para poder hablar de un alto grado de autoincompatibilidad. Es más, también podrían explicarse como consecuencia de fenómenos de depresión por endogamia (ver apartado 5.1.).

Los estudios realizados en especies herbáceas del género han aportado resultados muy dispares, e incluso a veces contradictorios. BURDON *et al* (1988) no hallaron diferencias significativas de fecundidad según el origen (auto- xeno) del polen en *E. plantagineum*. Sin embargo, MELSER *et al.* (1997) encontraron que en *E. vulgare* las polinizaciones con polen xeno generaban una menor producción de semillas que las realizadas con polen auto (aunque las diferencias no eran significativas), lo que interpretaron como una falta de indicios sobre la existencia de depresión por endogamia temprana durante la formación de semillas. Contrariamente, los estudios posteriores de MELSER *et al.* (1999) sobre esta misma especie revelaron que mediante la auto- fertilización se producía un menor número de semillas que mediante xeno- fertilizaciones. En este último caso los resultados se interpretaron como una prueba de que en esta especie existen fenómenos de depresión por endogamia tardía, cuyas consecuencias se traducen en una reducción de la fertilidad de entre el 34 y el 48% (aunque los autores consideran que puede ser superior) en la progenie derivada de los auto-cruces. Esta reducción afectaría tanto a la función masculina (disminuyendo la viabilidad del polen y la tasa de crecimiento de los tubos polínicos) como a la femenina (provocando una disminución en la producción de semillas).

Viabilidad de las semillas

En *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* el peso fresco de las semillas de los tratamientos *control* es significativamente mayor que el de los tratamientos de *control con exclusión*. El principal factor al que se pueden atribuir estas dife-

rencias es el origen del polen. Por lo tanto, consideramos que se trata de un indicio de la existencia en ambos táxones de un cierto grado de auto- incompatibilidad y/o de depresión por endogamia a este nivel. Contrariamente, en el caso de *E. decaisnei* no se observan diferencias en el peso fresco de las semillas según el origen del polen (auto- o xeno).

En relación a la capacidad de germinación de las semillas, es preciso señalar varios aspectos. En primer lugar, que la germinación de semillas procedentes de tratamientos en los que el origen del polen es exclusivamente auto (tratamientos de *geitonogamia* y *control con exclusión*) demuestra que en los tres táxones se producen semillas viables mediante auto-fecundación. Por otro lado, que las tasas de germinación de las semillas procedentes de los tratamientos *control* (que son los que corresponderían a las condiciones naturales de polinización) se encuentran dentro del rango observado en otras especies leñosas del género (11%-81%) (MAYA *et al*, 1988; PITA, 1989; MARRERO *et al*, 1998). No obstante, los resultados encontrados en *E. callithyrsum* (75,3%) son muy superiores a los que hallaron MAYA *et al.* (1988) en un estudio previo sobre este mismo taxon (45%). Además:

- En *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la tasa de germinación de las semillas procedentes de los tratamientos en los que todo el polen era de origen auto- es mucho menor (entre 2,4 y 6,5 veces en el primer caso, y 6 veces en el segundo) que la de las semillas procedentes de aquéllos tratamientos en los que al menos una parte del polen era de origen xeno-. Concretamente, entre los tratamientos *control* y *control con exclusión* se produce una reducción de la capacidad germinativa del 83% en *E. decaisnei* y del 84% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Aunque estas diferencias no son significativas, ello podría ser debido a que el tamaño muestral que se empleó era muy pequeño. Por otro lado, teniendo en cuenta que parte del polen de los tratamientos *control* era de tipo auto, se puede deducir que probablemente la nuestra sea una infravaloración de la reducción

real de la capacidad germinativa de los auto- cruces con respecto a los xeno- cruces.

Estos resultados podrían ser un reflejo de la existencia tanto de procesos de auto- incompatibilidad homomórfica como de depresión por endogamia en ambas especies. Con respecto a *E. decaisnei* se trata de una posibilidad que tiene un interés especial porque hasta este momento no habíamos encontrado ningún indicio de que la auto-fecundación produjera efectos negativos en el proceso reproductivo. En el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, estos resultados se mantienen en la misma línea de las etapas pre- emergentes, es decir, se sigue observando una reducción de la capacidad reproductiva asociada a los auto-cruzamientos.

- En *E. callithyrsum* las tasas de germinación son ligeramente mayores (1,2 veces) en los tratamientos en los que al menos una parte del polen era de origen xeno-. En concreto, la capacidad de germinación de las semillas de los tratamientos de *control* es un 16% mayor que la de las semillas de los tratamientos de *control con exclusión*. Aunque este resultado indica una pérdida de potencial reproductivo asociado a los auto-cruzamientos, comparativamente ésta es mucho menor que la observada en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Finalmente, con respecto a la viabilidad de la progenie originada de los distintos cruzamientos cabe señalar que no se han encontrado indicios de que en *E. callithyrsum* las plántulas posean una capacidad de supervivencia diferente según si proceden de auto- o xeno- cruzamientos.

De lo expuesto hasta el momento se deducen tres puntos fundamentales:

- *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* pueden considerarse como especies *alógamas facultativas*. Esto es, aunque todas ellas tienen capacidad para auto-fecundarse mediante autogamia espontánea, en la naturaleza probablemente se comportan como alógamas. Esta conclu-

sión coincide sólo en parte con los resultados del índice OCI y disiente claramente de los obtenidos mediante la razón P:O. Las discrepancias que mantiene con el índice P:O ya han sido discutidas anteriormente. Con respecto al índice OCI, coincide en considerar a los tres táxones como *alógamos* pero discrepa en que, según dicho índice, tanto *E. decaisnei* como las flores en estadio 3 de *E. callithyrsum* pertenecerían al grupo de los táxones *con necesidad de polinizadores* (ver más adelante).

- En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* los auto-cruzamientos conllevan una pérdida del potencial reproductivo. En el caso de *E. decaisnei* dicha pérdida se manifiesta principalmente en una importante reducción de la capacidad de germinación de las semillas. En *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se ha observado una reducción significativa del peso fresco de las semillas procedentes de auto-cruces, así como una disminución en su capacidad de germinación, especialmente marcada en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.
- La actividad de los polinizadores conlleva en todas ellas una importante mejora de su potencial reproductivo porque: 1. garantizan la polinización de las flores; y 2. mejoran la calidad de la progenie mediante el aumento del número de cruces xenógamos. Por lo tanto, en estas especies los esfuerzos encaminados a favorecer la xenogamia se ven recompensados en términos de un incremento de la fecundidad y de viabilidad de la progenie.

Una estima más exacta del éxito reproductivo de estas especies se puede obtener calculando qué porcentaje del total de los óvulos producidos llega a convertirse en semilla germinada. En nuestro caso, del 100% de los óvulos de un individuo en régimen de polinización manual (datos procedentes de los tratamientos *control*), sólo llegaron a convertirse en semillas germinadas entorno al 11% en *E. decaisnei*, al 13,6% en *E. callithyrsum*, y al 10,7% en *E. onosmifolium* ssp.

spectabile. Estos resultados ponen de manifiesto cómo a pesar de que *E. decaisnei* posee una fecundidad relativa claramente mayor que los táxones de *Virescentia* durante las etapas pre- emergentes, su menor tasa de germinabilidad recorta las diferencias y hace que el balance final sea bastante parecido al de estas especies, e incluso algo inferior al de *E. callithyrsum*. A su vez, esta conclusión subraya la necesidad de realizar un seguimiento detallado del proceso reproductivo completo, desde la fecundación hasta el desarrollo de las plántulas, para poder estimar adecuadamente el éxito reproductivo. Por ejemplo, si comparamos los resultados obtenidos mediante el índice de autocompatibilidad de DAFNI (1992) con los derivados de los cruzamientos artificiales se comprueba que, como era de prever, los primeros se encuentran claramente sesgados porque se basan exclusivamente en las etapas pre- emergentes del proceso reproductivo. Por ejemplo, según este índice *E. decaisnei* se consideraría como un taxon *altamente auto- compatible*, sin embargo la germinabilidad de las semillas procedentes de auto-cruces es muy inferior a la de las formadas por xeno-cruces.

Por otro lado es preciso recordar que estos datos se refieren sólo a la fecundidad relativa y que para obtener una estimación de la fecundidad total es preciso valorarlos conjuntamente con la oferta floral de cada taxon. Además debemos subrayar que nuestros resultados se han obtenido bajo condiciones experimentales, en muchos sentidos “óptimas” y que, por lo tanto, sólo deben considerarse como aproximaciones al éxito reproductivo de las especies en condiciones naturales.

Vistos en su conjunto, los resultados obtenidos mediante cruzamientos artificiales concuerdan sólo en parte con los obtenidos mediante el índice OCI. En concreto, coinciden en clasificar a *E. decaisnei* y las flores en estadio 3 de *E. callithyrsum* como *táxones parcialmente auto- compatibles*. Sin embargo, discrepan en dos aspectos: 1. porque según este índice *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y las flores en estadio 5 de *E. callithyrsum* se deberían considerar como *táxones auto- compatibles*; y 2. porque atribuyen a éstos últimos una menor necesidad de poliniza-

dores que a los primeros. Por lo tanto, el índice OCI no puede considerarse como un predictor adecuado del grado de alogamia en estas especies. En nuestra opinión, ello se debe a los siguientes motivos:

1. Según se comprobó en el capítulo anterior (apartado 4.5.), en estos táxones las flores experimentan importantes cambios morfológicos y fisiológicos entre los estadios 3 y 5, que podrían afectar de manera diferencial al comportamiento de los polinizadores. Uno de estos cambios es el relativo a la disposición de los lóbulos de la corola (Capítulo 4, apartado 4.5.3.1.). De las tres variables sobre las que se calcula el índice OCI, estos táxones sólo se diferenciaban en la codificación de una de ellas: el *diámetro frontal* de la corola. En el caso de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* dicho diámetro es significativamente mayor en las flores en estadio fenológico 3 que en las flores en estadio 5 (apartado 5.4.1.). La causa de ello es que en estas especies, durante el desarrollo de la flor, los lóbulos de la corola se van cerrando progresivamente hacia el interior de la corola (ver Capítulo 4, apartado 4.4.1.2.). En *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, estas diferencias no afectan al valor final del índice OCI, pero en el caso de *E. callithyrsum* hacen que dicho índice atribuya una naturaleza menos alógama y más auto-compatible a las flores en estadio 3, que a las flores en estadio 5. En este sentido, consideramos que los resultados del índice OCI podrían indicar más que la *necesidad* de polinizadores, la manera en que dichos cambios podrían influir sobre su comportamiento. Esta interpretación está además en consonancia con las hipótesis ya expuestas acerca del carácter más alógamo de las flores durante su fase masculina como mecanismo de mejora del éxito reproductivo a través de la función masculina (ver discusión sobre el índice P:O). Por ejemplo, de acuerdo con este razonamiento, en el caso de *E. callithyrsum* interpretaríamos los resultados de este índice como un indicio que las flores en fase masculina (estadio 3) se desenvuelven de una manera más alógama que las flores en fase femenina (estadio 5). Igualmente, las diferencias entre *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se interpretarían en el sentido de que el

primero de estos táxones se comporta de manera más alógama que el segundo de ellos.

2. Las categorías que establece este índice para las variables 2 (*separación temporal de la dehiscencia de las anteras y la receptividad estigmática*) y 3 (*separación espacial de las anteras y el estigma*) son demasiado amplias para poder detectar las diferencias existentes entre estos táxones (ver Capítulo 4, apartado 4.5.4.).

Mecanismos de promoción de la alogamia

Aunque para conocer el alcance de cualquiera de los posibles mecanismos de alogamia sobre el tipo de cruzamiento sería preciso realizar estudios específicos que permitieran valorar su incidencia sobre el comportamiento de los polinizadores, un primer paso consiste en el desarrollo de las hipótesis funcionales que pueden derivarse de nuestros resultados.

En el Capítulo 4 (apartado 4.5.4.) hemos examinado la naturaleza protándrica de estas especies, llegando a la conclusión de que consiste en un doble mecanismo de separación temporal y espacial de la madurez del androceo y del gineceo. Como ya intuíamos entonces y posteriormente han demostrado los experimentos de polinización manual, se trata de una protandria no estricta pues las flores pueden experimentar autogamia. Pero además de éste, en nuestras especies existe otro camino por el que puede producirse la auto-fecundación. El hecho de que en una misma inflorescencia convivan flores en distinto estadio fenológico abre la posibilidad de que puedan producirse entre ellas cruces geitonógamos. Por ejemplo, los estudios llevados a cabo por RADEMAKER *et al.* (1997, ver también RADEMAKER *et al.*, 1999) en *E. vulgare* señalan que la cantidad de polen recogida por el cuerpo de una abeja durante la visita a una flor fresca supone un 60% de auto-polinización geitonógama en la segunda flor visi-

tada. En las especies que estudiamos este tipo de cruzamientos podrían verse favorecidos por dos motivos: el gran despliegue floral que desarrollan sus inflorescencias y la importante cantidad de recompensas florales que ofrecen (ver Capítulo 4, apartado 4.5.3.2.).

En general, el número de flores que visita en una misma secuencia un polinizador tras aproximarse a una planta aumenta con el tamaño del despliegue floral, aunque dicho incremento es proporcionalmente menor que el del número de flores abiertas simultáneamente (BAWA, 1980; DE JONG & KLINKHAMER, 1989 y 1994; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; HARDER & BARRETT, 1995; DE JONG, 2000; GRINDELAND *et al.*, 2005; LEISS & KLINKHAMER, 2005b). Por ello, aunque el número de visitas que recibe una flor al aumentar el despliegue floral puede aumentar, disminuir o ser igual que el que recibiría con un despliegue menor (DE JONG & KLINKHAMER, 1989; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; OHASHI & YAHARA, 1998 y 2002; GRINDELAND *et al.*, 2005), el aumento en el número de flores abiertas simultáneamente suele producir un incremento en el número de cruces geitonógamos (HARDER & BARRETT, 1995; DE JONG & KLINKHAMER, 1994; DE JONG, 2000).

Por otro lado, cuanto mayor es la cantidad de recompensas florales que se ofrecen, mayor es el número de polinizadores que se aproximan a la planta, de flores que visitan secuencialmente en una misma inflorescencia y de tiempo que permanecen trabajando sobre una misma flor, lo que a su vez favorece el aumento en la tasa de geitonogamia (KLINKHAMER *et al.*, 2001; LEISS *et al.*, 2005b; KLINKHAMER & VAN DER LUGT, 2004).

En el caso de especies que, como las que nos ocupan, poseen un cierto grado de auto-incompatibilidad y/o depresión por endogamia, el incremento en el número de cruces geitonógamos puede provocar una importante disminución en el potencial reproductivo a través de las funciones femenina (debido

al incremento del número de auto-polinizaciones) y masculina (ocasionada por la disminución de la cantidad de polen disponible para xeno-polinizaciones) (DE JONG, 2000; FINER & MORGAN, 2003).

Con respecto a la función femenina, uno de los resultados más llamativos de los experimentos de polinización artificial es que en ninguna de las especies estudiadas la producción de semillas por óvulo de los tratamientos *control* supera el 14%. Es decir, en condiciones naturales, más del 85% de los óvulos no llegan a desarrollarse en semillas. En su mayor parte, y especialmente en el caso de los táxones de *Virescentia*, ello podría deberse a la existencia de patrones fijos de aborción de óvulos y/o embriones. Pero en parte también puede ser debido a que, como acabamos de ver, una elevada proporción de los cruzamientos que suceden en la naturaleza probablemente son de tipo auto-, y principalmente geitonógamos. Sea como fuere estos resultados parecen indicar que existen importantes limitaciones para el éxito reproductivo a través de la función femenina.

A lo largo de la presente discusión, así como de la del capítulo anterior (apartados 4.5.3., 4.5.4., 4.5.5. y 4.5.6.), hemos revisado diferentes aspectos de la biología floral de estas especies que podrían considerarse como promotores de la alogamia (protandria, disposición de los lóbulos de la corola, retención de las corolas marchitas y, en el caso de *E. decaisnei*, los cambios simultáneos de color y recompensa florales asociados a las diferentes fases sexuales). Asimismo, hemos visto cómo todos ellos parecen reflejar una naturaleza más alógama de las flores durante su fase masculina.

En estos táxones, la inversión de recursos en el fomento de la alogamia conlleva importantes ventajas reproductivas tanto para la función masculina como para la femenina, si con ello se consigue reducir la proporción de auto-cruzamientos. Pero además, dadas las limitaciones existentes para el éxito reproductivo a través de la función femenina, es probable que todos ellos obtengan un beneficio extraordinario en la medida en que dichos mecanismos consigan pro-

mocionar a las flores como donantes de polen (JANZEN, 1977). Esta opción cobra un significado especial porque, al tratarse de especies en las que generalmente la ginodioecia tiene una alta incidencia (ver más adelante), en las poblaciones naturales casi siempre existe un importante conjunto de gineceos esperando ser fertilizados por el polen procedente de otros individuos, reforzándose así las ventajas de las flores hermafroditas como donantes de polen. Al hilo de estas reflexiones, nos surge una pregunta: la baja tasa de producción de semillas por óvulo ¿no podría formar parte también de una estrategia que permitiera aloca una mayor cantidad de recursos en la función masculina?. Sin duda es un tema apasionante sobre el que esperamos poder continuar avanzando en el futuro.

Además de los que ya hemos visto, otro de los posibles mecanismos de promoción de la alogamia y/o reductor de la de geitonogamia con que cuentan estas especies es el carácter secuencial de la floración de las inflorescencias (BARRETT, 2003). Ello se debe a varios motivos: primero, porque la floración secuencial limita el número de flores abiertas simultáneamente; segundo, porque provoca la coexistencia en una misma inflorescencia de flores en diferente estadio fenológico y, por lo tanto, con características morfológicas y niveles de recompensa diferentes lo que, según las predicciones teóricas (RADEMAKER *et al.*, 1999) y las pruebas experimentales (BARRETT, 2003) reduce la tasa de geitonogamia; y tercero, porque al prolongar el período de floración, permite que un mayor número de polinizadores puedan acercarse, depositando polen de otros individuos y/o recogiendo polen de éste y transportándolo hacia ellos (BRAMWELL, 1972b; STEPHENSON & BERTIN, 1983; KLINKHAMER *et al.*, 1994; BRUNET & CHARLESWORTH, 1995; IWASA *et al.*, 1995; DE JONG *et al.*, 1999; HARDER *et al.*, 2004).

Finalmente, no podemos cerrar este capítulo sin comentar uno de los mecanismos más importantes de promoción de la alogamia de que disponen estas especies: el heteromorfismo sexual. En concreto, el fenómeno de la ginodioe-

cia posee una importancia especial no sólo por ser el único mecanismo promotor de la xenogamia con el que cuentan, sino también por la alta incidencia que puede llegar a tener en sus poblaciones naturales. Por su parte, los fenómenos de heterocromía floral en las poblaciones pueden tener una gran importancia sobre el tipo de cruzamiento y, por lo tanto, sobre la tasa de auto-alogamia (ver apartado 5.1.), aunque de momento no disponemos de datos al respecto. De los resultados de nuestro estudio, podemos destacar los siguientes aspectos:

Heteromorfismo sexual

Como suele ser frecuente en la mayoría de los táxones ginodioécios (DELPH, 1990; ASIKAINEN & MUTIKAINEN, 2003), en los cuatro estudiados, la incidencia de los diferentes tipos de heteromorfismo sexual es muy variable entre poblaciones. En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*, el hermafroditismo es la forma sexual predominante en la inmensa mayoría de ellas (91% de las poblaciones de *E. decaisnei*; 71,4% de las de *E. callithyrsum*; 83% de las de *E. onosmifolium*). En estas poblaciones su incidencia es además muy elevada, con valores que en la mayoría los casos alcanzan o superan el 70% de todos los individuos en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* y el 89% en *E. callithyrsum*.

En estos tres táxones, la ginodioecia es la segunda forma sexual más frecuente. Los individuos femeninos aparecen en la mayoría de las poblaciones (73% *E. decaisnei*; 57% *E. callithyrsum*; 100% *E. onosmifolium*), aunque casi siempre de manera minoritaria. Así, en la mayor parte de las poblaciones los niveles de ginodioecia oscilan entre el 10- 30% en *E. decaisnei*, no superan el 5% en *E. callithyrsum*, y varían entre el 2 y el 49% en el caso de *E. onosmifolium*. Sólo en una de las poblaciones muestreadas de *E. decaisnei* (Montaña del Cedro) y en una de las de *E. callithyrsum* (El Hornillo) se ha detectado una mayoría de individuos femeninos. En ninguna de las poblaciones de *E. onosmifolium* esta forma sexual es

mayoritaria, aunque en la población de *El Rincón* el porcentaje de individuos femeninos es similar al de individuos hermafroditas.

Las formas intermedias y ginomonóicas son poco frecuentes, especialmente las segundas. Ambas aparecen en menos de la mitad de las poblaciones de estas especies. Concretamente: en *E. decaisnei* se han observado individuos intermedios y/o ginomonóicos en el 18% de sus poblaciones; en *E. callithyrsum* se han encontrado individuos intermedios en el 43% de las poblaciones, pero ginomonóicos sólo en el 14% de ellas; en *E. onosmifolium* se han observado individuos intermedios en el 33% de las poblaciones naturales, pero no se han encontrado individuos ginomonóicos en ninguna de ellas. Además, en las poblaciones en las que aparecen, la frecuencia de estos individuos es minoritaria, especialmente en el caso de los individuos ginomonóicos. Así, la frecuencia de individuos intermedios por población no supera el 13% en *E. decaisnei*, el 11% en *E. callithyrsum* y el 3% en *E. onosmifolium*, y la de individuos ginomonóicos no alcanza el 3% en *E. decaisnei*, ni el 9% en *E. callithyrsum*.

El caso *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es diferente a los anteriores. En este taxon la ginodioecia es mayoritaria en dos de las tres poblaciones muestreadas (EOSC, 91% y EOSGG, 67%), mientras que en la tercera (*Barranco de El Portezuelo*) predominan los individuos hermafroditas (80%). No obstante, si se tiene en cuenta el número de efectivos presente en cada una de ellas (ver Capítulo 3, apartado 3.4.2.), entonces la forma sexual predominante es el hermafroditismo, con una incidencia cercana al 63%, mientras que la ginodioecia sería una forma minoritaria pero con una incidencia importante, de entorno al 26%. Por otro lado, de los cuatro táxones, en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es donde se ha detectado una mayor proporción de individuos intermedios y ginomonóicos. Ambos tipos se han encontrado en las poblaciones de Guguy y El Portezuelo (el 67% de las poblaciones estudiadas), con unas frecuencias que oscilan entre el 4 y el 12% para los intermedios, y entre el 5 y el 9% para los segundos. En la población de El Cedro (EOSC) no se han observado ninguna

de estas dos formas. Ponderando estos resultados mediante el resultado de los censos realizados en cada una de estas tres poblaciones (Capítulo 3, apartado 3.4.2.), se obtienen unos valores de incidencia a nivel de taxon del 4% para las formas intermedias y del 7% para las ginomonóicas.

En estudios llevados a cabo en otras especies del género, leñosas (*E. giganteum*, *E. aculeatum*, *E. leucophaeum*, *E. webbii*, *E. breviflorum* y *E. virescens*, BRAMWELL, 1971) y herbáceas (*E. vulgare*, KLINKHAMER *et al.*, 1991 y 1994b), revelan unos niveles de ginodioecia en las poblaciones naturales que oscilan entre el 19-29% en el primer caso, y entre el 12-26% en el segundo. Según BRAMWELL (1971) dichos niveles son suficientemente elevados como para considerar que en estos táxones la ginodioecia es uno de los principales mecanismos promotores de la alogamia. Comparativamente, nuestros resultados reflejan una mayor variabilidad en el porcentaje de individuos femeninos por población dentro de cada taxon.

Una de las hipótesis más utilizadas para explicar la desigual frecuencia de individuos femeninos según las poblaciones es que, debido a la existencia de diferencias entre individuos y los hermafroditas en las condiciones óptimas para su desarrollo, sus rangos de tolerancia, o su capacidad competitiva en diferentes entornos, esté determinada por factores ambientales (VAN DAMME & VAN DELDEN, 1984; DELPH, 1990; PUTERBAUGH *et al.*, 1997; ASIKAINEN & MUTIKAINEN, 2003; RAMULA & MUTIKAINEN, 2003). Nuestros datos no nos permiten de momento confirmar dicha hipótesis, si bien ésta podría explicar el incremento en la frecuencia de individuos femeninos en las zonas más antropizadas. Se trata de una línea de trabajo que esperamos poder continuar en el futuro.

Incidencia de la heterocromía floral inter- individual en las poblaciones naturales

Como ya indicamos en el apartado introductorio, este aspecto de nuestro trabajo se reduce a una aportación descriptiva de los diferentes tipos y de su incidencia en las poblaciones naturales. Hasta donde tenemos conocimiento, éste es un tema que no ha sido tratado anteriormente en el género. Los distintos tipos de heterocromía floral fueron descritos en el capítulo anterior (apartado 4.4.4.). Con respecto a su incidencia en las poblaciones naturales, los aspectos más significativos que se deducen de nuestro estudio son los siguientes:

- *E. decaisnei*. Esta especie es bastante uniforme con respecto al color de sus flores. La principal manifestación de heterocromía floral es la que afecta al patrón de distribución del color en la región apostapétala de la corola. No obstante, la incidencia de este fenómeno es muy pequeña pues en la mayoría de las poblaciones no alcanza el 3%, y en ningún caso supera el 9%.

- *E. callithyrsum*. Este taxon se caracteriza por una marcada heterocromía en la región superior de la corola (apostapétala), que afecta tanto al tipo de color como a su patrón de distribución. También se han encontrado variantes en el color de los filamentos estaminales y del estilo. Además, en esta especie el tipo de color en la zona superior de la corola está relacionado tanto con su patrón de distribución como con el color de los filamentos estaminales. La frecuencia de los diferentes tipos es muy variable en función de la población que se considere. En este sentido, destacan: *El Hornillo* (ECH) por ser la única que posee una gran mayoría de individuos de color blanco; *Arriñez* (ECUARI) porque todos sus individuos son cromáticamente idénticos; y *Tenteniguada* (ECT) por que es la que presenta una mayor diversidad cromática (tanto por el número de formas heterocromáticas como por su mayor equidistribución).

Con respecto a la asociación que se ha observado en esta especie entre del color azul genciana y la naturaleza pistiliada de las flores, únicamente comentar que en otras especies se han encontrado diferencias en la producción de antocianinas según el sexo de los individuos (LLOYD & WEBB, 1977), lo que en nuestro caso podría explicar esta relación sexo-color.

- *E. onosmifolium*. En todas las poblaciones muestreadas, la gran mayoría de los individuos se caracterizan por tener flores cuya corola, estambres y estilo son de color blanco. Sin embargo, en la mayoría de ellas se observa un pequeño porcentaje de variantes cromáticas. Al igual que en el caso anterior, también en este taxon el tipo de color en la zona superior de la corola está relacionado tanto con su patrón de distribución como con el color de los filamentos estaminales. De entre todas las poblaciones estudiadas destaca la de *Ayacata* (EOA) por ser la que presenta no sólo un mayor porcentaje de individuos con variantes cromáticas, sino porque es también donde la diversidad de estas variantes es mayor.

- *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Cromáticamente es un taxon muy uniforme. Prácticamente todos los individuos tienen flores cuya corola, estambres y estilo son de color blanco. De manera muy puntual y sólo en una población (*Barranco de El Portezuelo* -EOSP-) se ha observado heterocromía floral en algunos individuos (ver Capítulo 4, apartado 4.4.4.).

Sistemas de cruzamiento y conservación de los táxones amenazados

Los resultados obtenidos no muestran indicios de que los sistemas de cruzamiento de estos táxones supongan en sí mismos un factor de amenaza para ellos. En este sentido, nuestro único motivo de preocupación es la tasa despro-

porcionadamente alta de individuos femeninos en la población de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* de *La Montaña de El Cedro* y también, aunque en menor medida, de *Guguy*. Resulta especialmente preocupante la primera de ellas no sólo porque el número de individuos hermafroditas sea extremadamente pequeño (menos del 10%), sino porque la absoluta invasión que está sufriendo por diversas especies, principalmente alóctonas (ver capítulo 3, apartado 3.4.2.), nos hace concebir muy pocas esperanzas de que puedan desarrollarse nuevos individuos hermafroditas a partir del banco de semillas.

Además de todo ello, cabe insistir en las desventajas reproductivas que en ambas especies conllevan los auto-cruces. Esta reducción es especialmente notoria en el segundo de los táxones pues, mientras que en *E. callithyrsus* los efectos de este fenómeno se atenúan en las fases post-emergentes del proceso reproductivo, no sucede así en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Por ello, y más aún si se tiene en cuenta que son especies en las que probablemente una buena parte de los cruzamientos sean de naturaleza geitonógama, consideramos que los mecanismos promotores de la alogamia pueden desempeñar un papel fundamental en el mantenimiento de sus poblaciones naturales.

Estos resultados refuerzan las conclusiones del Capítulo 3 (apartado 3.6.) en el sentido de que el, de momento, el principal factor de amenaza para estas especies es la importante alteración que está sufriendo su hábitat.

5.6. CONCLUSIONES

* No se han encontrado indicios de agamospermia ni en *E. decaisnei*, ni en *E. callithyrsum*. Por lo tanto, en estas especies la reproducción tiene lugar exclusivamente por vía sexual.

* En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se puede producir fecundación mediante autogamia espontánea. Por lo tanto, se deben considerar como especies dicógamas no estrictas. En condiciones de exclusión de polinizadores la tasa estimada de autogamia espontánea es del 50% en *E. decaisnei* y del 67% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, aunque en condiciones naturales probablemente dicha tasa sea menor. Por lo tanto, se confirma que el mecanismo de protandria de *E. decaisnei* es más eficaz que el de los táxones de *Virescentia* para evitar la autogamia.

* En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* los auto-cruzamientos conllevan una pérdida del potencial reproductivo. En el caso de *E. decaisnei* dicha pérdida se manifiesta principalmente en una importante reducción de la capacidad de germinación de las semillas. En *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se ha observado una reducción significativa del peso fresco de las semillas procedentes de auto-cruces y una disminución en su capacidad de germinación, que es especialmente marcada en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

* Se considera que el índice de autocompatibilidad de DAFNI (1992) no es un predictor adecuado del grado de auto-compatibilidad de los táxones porque sólo es capaz de detectar los mecanismos de auto-incompatibilidad tempranos y porque carece de las prevenciones necesarias para determinar si las reducciones en la producción de frutos por flor se deben a fenómenos de auto-incompatibilidad o de depresión por endogamia tempranos.

* En condiciones de polinización natural más del 85% de los óvulos producidos en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* no llegan a transformarse en semillas. Se considera que son dos los motivos principales que pueden explicar esta baja tasa de producción de semillas por óvulo:

- 1- En ninguno de los táxones analizados la producción de frutos por flor alcanza el 100%. Al menos en el caso de *E. decaisnei* este fenómeno es consecuencia de la existencia de un cierto grado de depresión por endogamia.
- 2- En estos tres táxones, y cualquiera que sea el tratamiento elegido, se produce una importante reducción de la fecundidad medida en términos de producción de semillas por óvulo con respecto a la medida en términos de producción de frutos por flor. Se ha estimado que esta disminución se sitúa en torno al 50% en *E. decaisnei*, al 66,7% en *E. callithyrsum*, y entre el 66,7 y el 75% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En estos dos últimos táxones se han encontrado indicios de que dicha reducción podría deberse a la existencia de patrones fijos de absorción de óvulos y/o embriones.
- 3- Una alta proporción de cruces geitonógamos. Aunque es una hipótesis que está por demostrar, de acuerdo con los antecedentes bibliográficos se considera que tanto por los grandes despliegues florales de estos táxones, como por su abundante producción de recompensas florales (polen y néctar), probablemente un alto porcentaje de los cruces en estas especies sean de tipo auto-, y principalmente geitonógamos.

* Dada la reducción del potencial reproductivo asociado a los auto-cruces, se considera que en estos táxones la inversión de recursos en el fomento de la alogamia conlleva importantes ventajas reproductivas tanto para la función masculina como para la femenina, si con ello se consigue incrementar la proporción de xeno-cruzamientos. Pero además, dadas las especiales limitaciones

existentes para el éxito reproductivo a través de la función femenina, es probable que todos ellos obtengan un beneficio extraordinario en la medida en que dichos mecanismos consigan promocionar a las flores como donantes de polen. Esta opción cobra un significado especial porque se trata de especies en las que la ginodioecia tiene una alta incidencia, hecho que refuerza las ventajas que obtienen las flores hermafroditas como donantes de polen. Por otro lado, dicha hipótesis podría verse reforzada por el hecho de que en los cuatro táxones la fase masculina tiene un carácter más alógamo que la femenina.

Capítulo 6

Oferta floral y éxito reproductivo

A Román, Julia, Joaquim, Deva, Fabi, Héctor, Irene, Clara, Sarita, Hugo, Diego, Alba, Guille, Pauli, Amanda, Álvaro, Ginés, Alaya y los que aún están por llegar

6.1. INTRODUCCIÓN

Desde el punto de vista de la conservación, uno de los aspectos fundamentales es el relativo al éxito reproductivo que alcanzan las especies. Dicho éxito depende del que cada individuo obtiene a través de las funciones sexuales masculina y/o femenina a lo largo del proceso reproductivo (WILLSON, 1979):

- el *éxito reproductivo masculino* contempla desde la formación del gametofito masculino hasta la fecundación de la ovocélula. Depende de la fecundidad de los gametos masculinos, de la eficacia de su transporte hasta un estigma receptivo (polinización), y de su compatibilidad genética con el individuo que intentan fecundar (sistemas de autoincompatibilidad, endogamia).
- el *éxito reproductivo femenino* abarca desde la formación del óvulo hasta la supervivencia de las plántulas. Depende del resultado de los procesos de fecundación, desarrollo y germinación de las semillas, y supervivencia de las plántulas. Está condicionado por las características del individuo materno (p.e. vigor), por la fecundidad de los gametos femeninos, por su compatibilidad genética con los gametos masculinos que los fecundan y por la disponibilidad de recursos maternos para desarrollar los cigotos.

Para poder estimar adecuadamente el éxito alcanzado en el proceso reproductivo es preciso realizar diferentes valoraciones del mismo a lo largo de las diversas etapas que lo constituyen. Sólo de esta manera es posible determinar cuáles son los factores limitantes y, por lo tanto, adoptar las medidas adecuadas de conservación en aquéllos casos en los que éstas fueran necesarias.

Uno de los factores fundamentales que determinan el éxito reproductivo en las fanerógamas es su oferta floral (DAFNI, 1992; RICHARDS, 1997). Dicha oferta posee dos componentes principales: el productivo y el estructural. El primero de ellos se refiere a la cantidad de flores producidas, mientras que el

segundo tiene que ver con la organización espacio-temporal de dicha producción. A lo largo del presente capítulo utilizaremos el término “esfuerzo reproductivo” como sinónimo de producción floral, a pesar de que dicha equiparación no es del todo exacta pues el esfuerzo reproductivo de un individuo depende no sólo de la cantidad de flores producidas sino también de otros factores como, por ejemplo, el gasto energético que supone el desarrollo de cada una de ellas o la producción de recompensas, en relación con variables tales como el biovolumen o la biomasa del propio individuo.

La importancia del número de flores y de la manera en que se agrupan en el espacio y en el tiempo sobre el éxito reproductivo se debe a que son factores que no sólo determinan el número máximo de frutos y semillas que pueden llegar a desarrollarse sino que, además, pueden condicionar el comportamiento de los polinizadores (y, por lo tanto, el tipo de cruzamientos), la distribución de los recursos y la dispersión de los frutos (JANZEN, 1977; WILLSON & PRICE, 1977; STEPHENSON, 1979 y 1981; DE JONG & KLINKHAMER, 1994; KLINKHAMER *et al.*, 1994; BRUNET & CHARLESWORTH, 1995; BRUNET, 1996; DE JONG *et al.*, 1999; TORRES & GALETTO, 1999; ISHII & SAKAI, 2002; MAAD & REINHAMMAR, 2004; LEISS & KLINKHAMER, 2005a; BRUNET & SWEET, 2006). En este sentido, la inflorescencia debe comprenderse como una solución de compromiso entre las necesidades, con frecuencia antagónicas, de la polinización, el desarrollo de los cigotos (semillas- frutos), la dispersión de las semillas, las derivadas de la predación, y las impuestas por el componente o *lastre* filogenético, para mejorar la contribución genética de una planta en la siguiente generación (JANSEN, 1977; WILLSON & PRICE, 1977; STEPHENSON, 1979 y 1981; BAWA, 1980; SCHEMSKE, 1980; WYATT, 1982; SUTHERLAND, 1986; ARISTA *et al.*, 1999; TORRES & GALETTO, 1999; FINER & MORGAN, 2003).

El papel de la inflorescencia sobre el tipo de cruzamiento es un tema sobre el que ya tratamos en el capítulo anterior (apartados 5.1. y 5.5.). Con respecto

al efecto de la arquitectura de la inflorescencia sobre el proceso de maduración de los frutos/ semillas, cabe señalar que depende principalmente de dos variables (ver referencias en WYATT, 1982): 1. la conexión vascular de estos con la fuente materna de recursos (STEPHENSON, 1981; NICHOLLS, 1987; NAVARRO, 1996); y 2. su desarrollo con respecto a otros frutos/semillas, con los que tendrán que competir por los recursos (STEPHENSON, 1979; KAYE, 1999; TORRES & GALETTO, 1999). En general, la mayor proximidad de una flor a la fuente materna de recursos mejora su accesibilidad a ellos y, por tanto, sus posibilidades de desarrollar frutos y semillas. Por otro lado, en la medida en la que disminuye la competencia entre los frutos/semillas por los recursos, aumentan las posibilidades de que completen con éxito su desarrollo. En este sentido pueden resultar ventajosas todas aquellas estrategias que reduzcan esta competencia, bien sea de manera espacial (p.e. mediante la producción de muchas inflorescencias con pocas flores frente a la producción de unas pocas con muchas flores), o temporalmente (p.e. promoviendo una floración secuencial frente a otra de carácter simultáneo).

Una de las características que hacen de los tajinastes unas plantas popularmente conocidas y apreciadas, especialmente para su uso ornamental en jardinería, es su espectacular despliegue floral (figura 6.1.1.). Dentro del género *Echium* son muy pocos los trabajos en los que se aborda, aunque sea tangencialmente, el estudio de la oferta floral (NICHOLLS, 1987; BURDON *et al.*, 1988; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; GUITIÁN *et al.*, 1993; DUPONT *et al.*, 2004b), y hasta donde tenemos conocimiento no se ha llevado a cabo ninguno en especies arbustivas. Sin embargo sí que existen algunos trabajos previos, en su mayoría descripciones cualitativas, sobre la morfología de la inflorescencia. De hecho, estos caracteres son junto con los de la morfología floral, la base en la que se basó BRAMWELL (1972a, 1975) para definir las siete secciones leñosas del género (ver Capítulo 1). Por este motivo, en el presente capítulo se hará un especial hincapié en el estudio comparado de dichos caracteres.



Figura 6.1.1. Ejemplo de los grandes despliegues florales de los tajinastes (Fotografía: *E. callitrysum*).

No obstante, el análisis de estos datos desde el punto de vista morfológico se tratará en el Capítulo 7.

Además de la oferta floral, otro de los factores que puede influir en el éxito reproductivo es el tamaño de los individuos (SCHEMSKE, 1980; CHARLES-WORTH, 1989; DIERINGER, 1991; KLINKHAMER *et al.*, 1994b; STÖCKLIN & FAVRE, 1994 y referencias en él; DE JONG, 2000; CADET *et al.*, 2004). Este hecho puede responder a varios motivos, siendo de esperar que el tamaño de las plantas mantenga una relación positiva con el éxito reproductivo sólo cuando lo esté con una mejora de las condiciones generales de la planta tras su floración y/o conlleve mejoras en el tipo de cruzamiento, dispersión de frutos, etc... (p.e. si el mayor tamaño de los individuos supone una mayor protección frente a inconvenientes ambientales, facilita la obtención de una mayor cantidad de recursos o asegura una mejor polinización; STEPHENSON, 1981; DE JONG & KLINKHAMER, 1989 y 1994; AFFRE *et al.*, 1995; MELSER & KLINKHAMER, 2001).

En el caso de las especies diclinicas otro de los factores que pueden determinar el éxito reproductivo es el sexo de los individuos. En comparación con el hermafroditismo, la separación de los sexos conlleva la desventaja de un mayor riesgo en la reproducción: en los organismos unisexuales los individuos masculinos cuentan con la desventaja de no poder producir semillas, y los femeninos con la de no poder producir polen. Sólo si estas desventajas se ven contrarrestadas por ventajas de una magnitud similar será posible la convivencia estable de individuos masculinos y femeninos en una misma población (DARWIN, 1859, 1871; WILLSON, 1979; STEPHENSON & BERTIN, 1983; RICHARDS, 1997).

Cuando en una población hermafrodita aparece un mutante femenino es de esperar que dicha mutación desaparezca a menos que exista algún tipo de ventaja reproductiva asociada a la esterilidad masculina. Esta ventaja puede deber-

se principalmente a dos motivos no excluyentes: 1. una redistribución hacia la función femenina de los recursos que en un individuo hermafrodita estarían destinados a la función masculina; y 2. una mejora de la calidad genética de la progenie como resultado de la xenogamia obligada de estos individuos (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1978; KOHN, 1988; SAKAI *et al.*, 1997). Como consecuencia, suele producirse una mejora en la cantidad (aumento de la producción de semillas) y/o calidad de la descendencia (mayor proporción de semillas viables, mejora de su capacidad de germinación, mayor vigor de las plántulas,...) de los individuos femeninos respecto de los hermafroditas (KOHN, 1988; DELPH, 1990; PUTERBAUCH *et al.*, 1997; SAKAI *et al.*, 1997; RAMULA & MUTIKAINEN, 2003; ASIKAINEN & MUTIKAINEN, 2003; SHYKOFF *et al.*, 2003), aunque no siempre (DELPH *et al.*, 1999; ALONSO & HERRERA, 2001). No obstante, la selección a favor de los individuos femeninos derivada de sus ventajas reproductivas, se ve limitada por la dependencia que tienen estos individuos de fuentes externas de producción de polen y, por lo tanto, se trata de una selección que también depende de la frecuencia relativa que mantienen los individuos femeninos con respecto a los hermafroditas (DELPH, 1990; ASIKAINEN & MUTIKAINEN, 2003). En el caso de la ginodioecia se ha comprobado que dicho equilibrio depende además de los mecanismos genéticos de este tipo de control (RICHARDS, 1997).

Se conocen como “caracteres sexuales secundarios” a las diferencias que en los táxones diclínicos aparecen asociadas al sexo de los individuos (LLOYD & WEBB, 1977). Dichos caracteres pueden aparecer como una consecuencia de la evolución de la diclinia y carecer de valor adaptativo (RICHARDS, 1997) o pueden ser el resultado de las diferentes estrategias que suelen adoptar las funciones masculina y femenina para mejorar sus potenciales reproductivos (WILLSON, 1979; BAWA, 1980; ver Capítulo 5, apartado 5.1.). Algunos de los caracteres sexuales secundarios más ampliamente documentados son los relativos al tamaño de los individuos, el tamaño de las flores, la oferta floral, la pro-

ducción de néctar y polen (ver Capítulo 4, apartado 4.5.3.2.), diversos mecanismos bioquímicos, las tasas fecundidad, de germinación de las semillas y de supervivencia de las plántulas, e incluso el ratio entre sexos o los nichos preferentes (ORDNUFF, 1969; LLOYD & WEBB, 1977; VAN DAMME & VAN DELDEN, 1984; KOHN, 1988; SAKAI *et al.*, 1997; CRUDEN, 2000; RAMULA & MUTIKAINEN 2003; SHYKOFF *et al.*, 2003). No obstante, en general, la mayoría de estos caracteres suelen ser tan discretos que normalmente pasan desapercibidos.

Finalmente, es preciso destacar la incidencia que puede tener la aborción de óvulos y/o embriones como factor determinante del éxito reproductivo de las especies. Dicha aborción es un fenómeno universal en el reino vegetal, cuyas causas pueden ser muy diversas. Por ejemplo, puede suceder en función del momento en el que se produzca la fecundación, según la posición que ocupen en el ovario, la disponibilidad de recursos, el origen del polen o la dispersión de los frutos (STEPHENSON, 1981; CASPER & WIENS, 1981; CASPER, 1984; WIENS, 1984; KORBECKA *et al.*, 2002). Pero además, con independencia de estos factores, en algunas especies se puede producir una aborción selectiva de cigotos. Se trata de un fenómeno ampliamente documentado en el conjunto de las angiospermas, aunque también existe en gimnospermas, y que generalmente se ha interpretado como un mecanismo para la distribución de los recursos hacia los embriones con un mayor potencial adaptativo, bien a través de un control materno o mediante la competencia entre embriones (ver referencias en KORBECKA *et al.*, 2002).

Dentro de las boragináceas, son varias las especies en las que se ha comprobado que sin que exista una limitación en el aporte de polen, raramente se llegan a desarrollar los cuatro óvulos de que disponen (p.e. *Cryptantha flava* -CASPER, 1988-, *Cynoglossum officinale* -DE JONG & KLINKHAMER, 1989-, y *Echium vulgare* -KLINKHAMER *et al.* 1994b-). En algunas de ellas existen evidencias experimentales de que esto se debe a la aborción selectiva de embrio-

nes viables, así como de la mejora en la capacidad reproductiva de la progenie formada por los embriones restantes (CASPER, 1984 y 1988; MELSER & KLINKHAMER, 2001). Como vimos en el capítulo anterior (ver apartado 5.5.), nuestros resultados aportan indicios de la existencia de posibles fenómenos de aborción selectiva en *E. callithyrsium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

6.2. OBJETIVOS

En el presente capítulo se intentarán conseguir los siguientes objetivos:

1. Realizar una aproximación descriptiva a los parámetros básicos de la oferta floral y el éxito reproductivo de *E. decaisnei*, *E. callithyrsium*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Concretamente se pretende:

1.a. Cuantificar la componente productiva de la oferta floral (es decir, el esfuerzo reproductivo), de cada uno de los táxones.

1.b. Determinar cómo se estructura espacialmente dicha oferta.

1.c. Cuantificar el éxito reproductivo alcanzado por cada uno de los táxones.

1.d. Comprobar si estas variables se ven afectadas por el sexo de los individuos, su tamaño, o las características de las inflorescencias.

1.e. Averiguar si la fecundidad de los frutos puede verse afectada según su disposición en la infrutescencia.

1.e. Obtener un análisis comparado de los resultados obtenidos en los cuatro táxones.

2. Determinar en qué medida el estado de conservación de *E. callithyrsium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* puede encontrarse amenazado por factores relativos a su éxito reproductivo.

6.3. MATERIAL Y MÉTODOS

La oferta floral se ha valorado a través de sus componentes productiva (esfuerzo reproductivo o producción floral) y de estructura espacial, tanto en la inflorescencia como en el individuo. El estudio del éxito reproductivo se ha llevado a cabo a lo largo de las fases pre y post emergente, siguiendo el método detallado en el Capítulo 5 (apartado 5.3.2.). Además, se comprobado la posible existencia de relaciones entre la oferta floral y el éxito reproductivo con el tamaño de los individuos, el de las inflorescencias, la densidad de cincinos de éstas. Finalmente, se ha estudiado si existe alguna relación entre la fecundidad relativa de los frutos y su disposición en la infrutescencia.

Los estudios se han realizado en poblaciones naturales de *E. decaisnei*, *E. callithyrsium*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, a dos niveles: el taxon y, dentro de él, las formas sexuales hermafrodita y femenina (ver Capítulo 5, apartado 5.1.). Sólo se emplearon adultos reproductores, considerando como tales todos aquéllos que tuvieran al menos una inflorescencia. Para evitar la variabilidad que introduce en este tipo de estudios el factor interanual, prácticamente todos los muestreos se realizaron durante el mismo período de floración. A continuación se detalla el material y métodos empleados en cada uno de ellos (tabla 6.3.1.).

TX/POB	Fecha	Oferta floral y medida cuantitativa de la fecundidad (éxito reproductivo pre- emergente)					Medida cualitativa de la fecundidad (éxito reproductivo pre- emergente), capacidad de germinación de las semillas y de supervivencia de las plántulas (éxito reproductivo post- emergente)								
							P. GRAL			GRAL-H			GRAL- F		
		N	H	F	I	DD	pfres	germ	supv	pfres	germ	supv	pfres	germ	supv
<i>E. decaisnei</i>															
EDA	1999	,	,	,	,	,	20	1(25)	,	,	,	,	,	,	,
	2003	10	10	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
EDAG	2003	10	10	,	,	,	20	,	,	,	,	,	,	,	,
EDAGÜ	2003	11	6	4	1	,	20	1(25)	,	20	1(24)	,	20	1(16)	,
EDAY	2003	10	9	1	,	,	20	1(23)	,	,	,	,	,	,	,
EDAZ	2003	9	3	3	3	,	30	1(25)	,	20	1(24)	,	30	1(24)	,
EDB	1999	,	,	,	,	,	40	2(25)	,	20	1(25)	,	20	1(25)	,
EDC	2003	20	10	10	,	,	30	1(25)	,	,	,	,	,	,	,
EDCA	2003	11	6	5	,	,	30	1(24)	,	20	1(25)	,	30	1(24)	,
EDHP	2003	,	,	,	,	,	30	,	,	,	,	,	,	,	,
EDPB	2003	11	6	5	,	,	20	1(24)	8	20	1(25)	6	20	1(23)	2
EDT	2003	,	,	,	,	,	50	1(25)	,	,	,	,	,	,	,
TOTAL		92	60	28	4	0	310	10	8	100	5	6	120	5	2
<i>E. callithyrsum</i>															
ECH	2003	9	3	6	,	,	30	1(23)	5	30	1(25)	15	20	1(25)	20
ECLA	2003	,	,	,	,	,	54	1(25)	,	,	,	,	,	,	,
ECMO	2003	10	8	1	1	,	30	1(25)	,	,	,	,	,	,	,
ECT	1999	,	,	,	,	,	40	2(25)	,	20	1(25)	,	,	,	,
	2003	15	12	3	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
ECUANT	2000	,	,	,	,	,	20	1(25)	19	20	1(25)	14	,	,	,
	2003	10	5	5	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
ECUARI	2003	7	7	,	,	,	20	1(25)	,	20	,	,	,	,	,
ECVAL	2003	,	,	,	,	,	30	1(21)	,	,	,	,	,	,	,
ECUU	2003	1	1	,	,	,									
TOTAL		52	36	15	1	0	224	8	24	90	3	29	20	1	20
<i>E. onosmifolium</i>															
EOA	2003	16	9	7	,	,	60	1(25)	,	30	1(20)	,	30	1(25)	,
EOAP	2003	10	5	5	,	,	20	1(25)	,	20	1(25)	,	20	1(24)	,
EOCG	2003	10	5	5	,	,	30	1(25)	8	20	1(25)	14	30	1(25)	8
EOCH	2003	10	7	2	1	,	20	1(25)	,	20	1(25)	,	30	1(25)	,
EOI	2000	,	,	,	,	,	20	1(25)	,	,	,	,	,	,	,
EORIN	2003	9	8	1	,	,	30	1(25)	13	30	1(25)	15	30	1(25)	10
EOTAI	2003	3	2	1	,	,	26	1(25)	7	20	1(25)	14	20	1(25)	15
TOTAL		58	36	21	1	0	206	7	28	140	6	43	160	6	33
<i>E. onosmifolium ssp. spectabile</i>															
EOSC	2003	13	4	8	,	1	,	,	,	30	1(25)	,	30	1(24)	,
EOSGG	2003	,	,	,	,	,	30	1(25)	,	,	,	,	14	1(25)	,
EOSP	2003	9	7	,	2	,	30	1(30)	,	,	,	,	,	,	,
TOTAL		22	11	8	2	1	60	2	0	30	1	0	44	2	0

Tabla 6.3.1. Tamaños muestrales por taxon y población utilizados para los análisis de la oferta floral y el éxito reproductivo. Oferta floral y medida cuantitativa de la fecundidad: N= número total de individuos muestreados por población; H= número total de individuos hermafroditas; F= número total de individuos femeninos; I= número total de individuos intermedios; DD= número de individuos de los que se desconocía su sexo. Medida cualitativa de fecundidad, capacidad de germinación de las semillas y de supervivencia de las plántulas: pfres= peso fresco de las semillas (número de semillas por muestra y población); germ= pruebas de germinación en placa (fuera del paréntesis se indica el número de placas por muestra y población; dentro del paréntesis, el de semillas por placa); superv= supervivencia de las plántulas (número de individuos por muestra y población); P.GRAL= muestra de la población general; GRAL-H= muestra general de id hermafroditas; GRAL-F= muestra general de id femeninos; GRAL-I= muestra general de individuos intermedios. TX/POB: táxones y poblaciones (el código de las abreviaturas de las poblaciones puede consultarse en la tabla 2.4.3). FECHA: fecha de recolección de las muestras.

6.3.1. OFERTA FLORAL Y ÉXITO REPRODUCTIVO PRE-EMERGENTE

Oferta floral y medida cuantitativa de fecundidad

Como acabamos de comentar, el estudio de la oferta floral se llevó a cabo considerando los dos niveles principales en que dicha oferta se estructura: la inflorescencia (lo que a partir de ahora denominaremos como “*oferta floral de la inflorescencia*”) y el individuo (u “*oferta floral del individuo*”).

Para caracterizar la oferta floral de la inflorescencia se han empleado las siguientes variables:

- El *número de flores por inflorescencia* (FL-IF), como medida de producción (esfuerzo reproductivo).
- El *número de cincinos por inflorescencia* (CC-IF) y el *número de flores por cincino* (FL-CC), como medida de la estructura espacial de dicha producción.

Y para caracterizar la oferta floral del individuo se han empleado las siguientes:

- El *número de flores por individuo* (FL-ID), como medida de carácter productivo (esfuerzo reproductivo).
- El *número de inflorescencias por individuo* (IF-ID), como medida de la estructura espacial de dicha producción.

De manera simultánea, y sobre los mismos individuos, se ha llevado a cabo una valoración cuantitativa de su fecundidad relativa y total (o absoluta) (HERRERA, 1991):

- Como medida cuantitativa de la fecundidad relativa, se han elegido tres variables: el *porcentaje de frutos por flor* (FRFL-ID), el *porcentaje de semillas por óvulo* (SEOV-ID) y el *porcentaje de flores abortadas por flor* (ABFL-ID).
- Como medida cuantitativa de la fecundidad total, las variables seleccionadas fueron: el *número de frutos por individuo* (FR-ID), el *número de semillas por individuo* (SE-ID) y el *número de flores abortadas por individuo* (AB-ID).

Las variables escogidas para evaluar las posibles relaciones que el tamaño de los individuos y las inflorescencias pudieran mantener con la oferta floral y/o la fecundidad han sido su *longitud* y *diámetro* respectivos.

Con el objetivo de representar la máxima variabilidad en cada taxon, se optó por muestrear el mayor número posible de poblaciones de cada uno de ellos aunque esto supusiera tener que reducir el número de individuos por población.

La época elegida para realizar los muestreos fué el inicio del proceso de fructificación, cuando todas las flores de la inflorescencia han completado su desarrollo y las núculas más desarrolladas todavía están inmaduras. Esta decisión responde a varios motivos:

1. Los cincinos son ejes de crecimiento indefinido y pueden producir un número variable de flores en función de diversos factores (BUYS & HILGER, 2003). Por lo tanto, en este tipo de inflorescencias es necesario esperar a que todos los cincinos completen su desarrollo para poder establecer el número total de flores producidas.
2. Durante la época de floración es mucho más difícil realizar los recuentos del número de flores porque los cincinos se encuentran “*enrollados como una cola de escorpión*” (FONT QUER, 2000), y mucho más impreciso porque el mínimo tamaño de las yemas florales del ápice hace que en ocasiones no sean claramente diferenciables.

3. Como acabamos de comentar, dos de las variables medidas fueron la *longitud* y el *diámetro* de las inflorescencias. Debido al incremento de tamaño de las inflorescencias a medida que se desarrollan, para poder estudiar su talla es preciso determinar un punto de referencia en su crecimiento (HARDER *et al*, 2004). De acuerdo con nuestras observaciones, el crecimiento de las inflorescencias alcanza su máximo al comienzo del período de fructificación. Por lo tanto, este momento resulta idóneo para realizar los muestreos porque permite conseguir una estandarización de las medidas y porque además aporta información sobre la talla máxima que pueden alcanzar las inflorescencias.
4. Dado que en este punto del desarrollo las núculas no se encuentran completamente maduras, los frutos no han comenzado a desprenderse. Esto permitió que, de manera simultánea al estudio de la oferta floral, se pudiera llevar a cabo el muestreo para la medida cuantitativa de la fecundidad (basado en estimas del número de frutos por flor y del número de semillas por óvulo -ver más adelante-).

Todos los muestreos se realizaron en la primavera del año 2003. Con el fin de evitar la variabilidad que pudiera derivarse de la mayor o menor disponibilidad de recursos, en todos los casos se muestrearon infrutescencias procedentes de la primera floración. Se estudiaron un total de veintidós poblaciones naturales (tabla 6.3.1.), ocho de *E. decaisnei*, seis de *E. callithyrsum*, seis de *E. onosmifolium* y dos de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, y en cada una de ellas se eligieron de manera aleatoria una media de diez individuos. Para poder tomar nota de su sexo, la selección de estas plantas se llevó a cabo durante el período de floración previo a la fructificación. En este momento se procedió, además, a su identificación y marcaje. Posteriormente, durante el período de fructificación, se muestrearon los individuos marcados, tomando nota en cada uno de ellos de las siguientes características (figura 6.3.1.):

- *Altura* (L-ID): medida de la longitud total del individuo a lo largo de su eje principal, desde el suelo hasta su extremo superior.
- *Diámetros mayores* (D1 y D2): medida de los dos diámetros mayores y perpendiculares entre sí, en la zona más ancha del individuo.
- *Número total de inflorescencias*: (IF-ID): medido a través de recuento total.

Dado que el tamaño de las infrutescencias suele ser bastante uniforme en cada individuo, se decidió muestrear sólo una de ellas por planta. En cada caso se eligió aquélla que representaba el tamaño y aspecto medio de la mayoría de las de ese individuo. Para realizar las medidas de las infrutescencias no se tuvieron en cuenta las ramificaciones basales por tratarse de un carácter muy variable dentro y entre los individuos, pero sí las rámulas o cincinos múltiples de la inflorescencia principal. Las medidas se realizaron sobre material fresco, en ocasiones directamente sobre la planta y otras veces tras ser recolectado (en cuyo caso se mantenía conservado en bolsas de plástico a 4°C hasta el momento de su estudio, como máximo 24 horas después). En cada una de estas infrutescencias se realizaron las siguientes medidas (figura 6.3.2.):

- *Longitud* (L-IF): longitud del eje principal desde el punto de inserción del primer cincino o rámula basal, hasta el extremo apical.
- *Diámetro mayor* (D-IF): diámetro mayor medido en la parte más ancha.
- *Número de cincinos por inflorescencia* (CC-IF): medido a través de recuento total.

Debido al enorme despliegue floral de las inflorescencias en estos táxones, para cuantificar las distintas variables de la infrutescencia (ver a continuación) fue necesario llevar a cabo un muestreo entre sus cincinos. Para ello se dividió el eje principal de cada infrutescencia en tres partes iguales (que denominare-

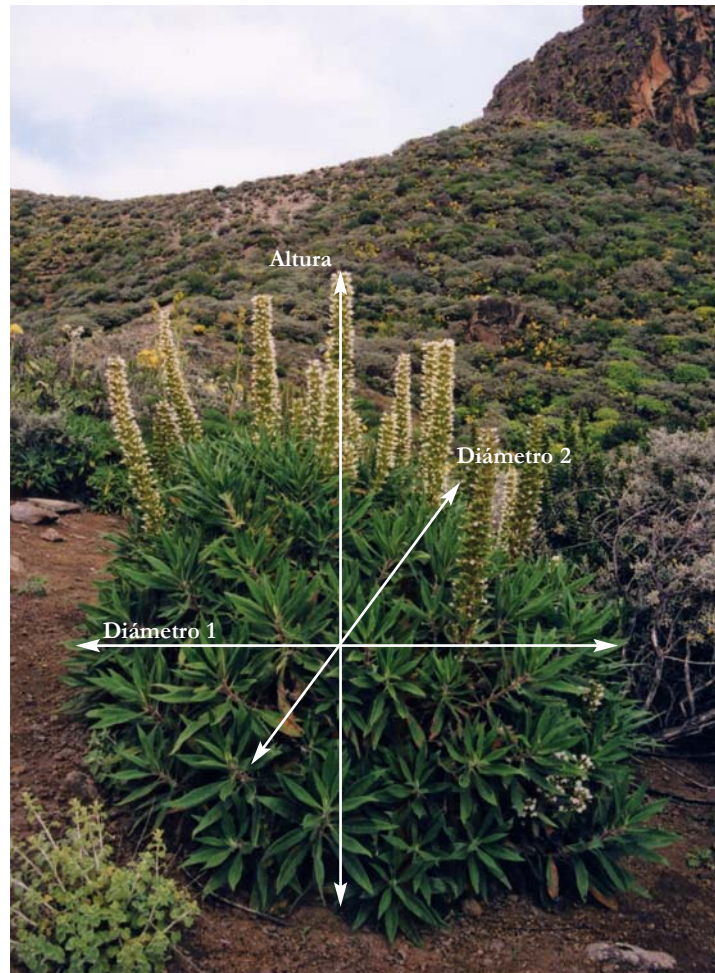


Figura 6.3.1. Medidas realizadas sobre el tamaño del individuo: altura (L-ID) y diámetros mayores (D1 y D2) (fotografía: *E. callithyrsum*).

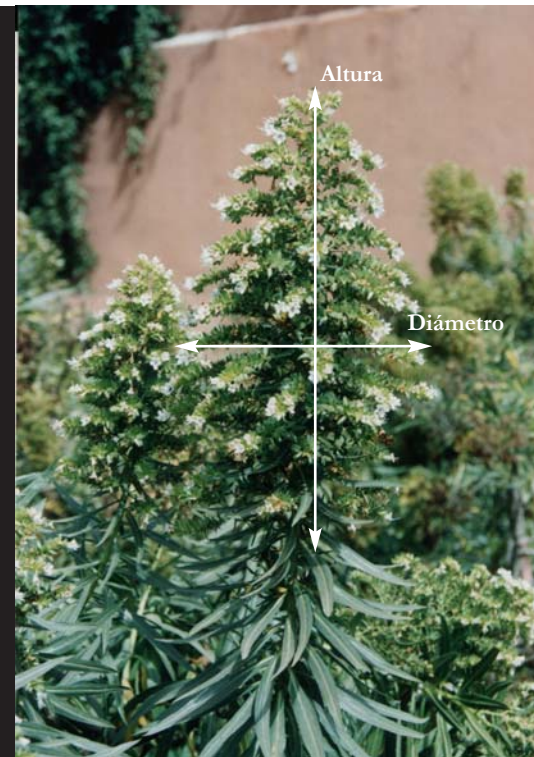


Figura 6.3.2. Medidas realizadas sobre el tamaño de la inflorescencia: longitud (L-IF) y diámetro mayor (D-IF) (fotografía: *E. decaisnei*).

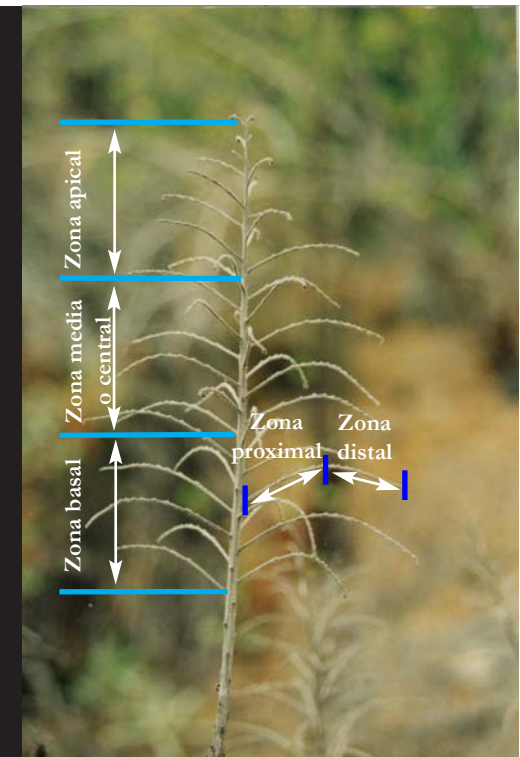


Figura 6.3.3. Identificación de las zonas en las que se han dividido la inflorescencia y cada uno de los cínicos para su estudio (fotografía: esqueleto de una inflorescencia de *E. decaisnei* tras la dispersión de todos sus frutos).

mos *tercios o tramos basal, medio y apical* -figura 6.3.3.-), y en cada una de ellas se seleccionaron los tres cincinos que mejor representaban las características del conjunto de cincinos de ese tramo. Las variables que a continuación se describen se calcularon como el promedio de los resultados obtenidos en estos nueve cincinos.

- *Número de flores por cincino* (FL-CC): promedio de *flores* por cincino, considerando como tales tanto aquéllas que formaron fruto como a las que no lo hicieron, así como las que abortaron y todas aquéllas que se desprendieron antes del recuento (y de cuya existencia se tenía pruebas por la cicatriz dejada en el eje del cincino al caer).
- El *número de flores de datos conocidos por cincino* (FLdc-CC): promedio de *flores de datos conocidos*, considerando de esta manera a todas aquéllas que no se habían desprendido en el momento de realizar el recuento (formaron o no fruto, y también las abortadas).
- El *número de frutos por cincino* (FR-CC): promedio de *frutos* por cincino (ver Capítulo 5, apartado 5.3.2.).
- El *número de semillas por cincino* (SE-CC): promedio de *semillas* por cincino (ver Capítulo 5, apartado 5.3.2.).
- El *número de flores abortadas por cincino* (AB-CC): promedio de *flores abortadas* por cincino, considerando como tales a todas aquéllas que no consiguieron desarrollarse más allá de la fase de botón floral.

Con el fin de evaluar las consecuencias que sobre el éxito reproductivo pudiera tener la disposición de las flores en la inflorescencia, para cada una de las flores de los nueve cincinos muestreados se tomó nota de (figura 6.3.3.):

a) Su *posición en el cincino*: o posición de la flor a lo largo del eje del cincino de acuerdo con las siguientes categorías:

- *Proximal*, si se encontraba en la mitad proximal del cincino
- *Distal* si se encontraba en la mitad distal

Cuando el número de flores era impar, se ha considerado a la flor central como proximal.

b) Su *disposición respecto al eje principal de la inflorescencia*: o posición que ocupa su cincino correspondiente en el eje principal de la inflorescencia, de acuerdo con las siguientes categorías:

- *Basal*, si se encontraba en el primer tercio basal de la inflorescencia
- *Central*, si se encontraba en el tercio central
- *Apical*, si se encontraba en el tercio apical

Para establecer estas categorías no se tuvieron en cuenta las ramificaciones basales, pero sí las rárulas o cincinos múltiples de la inflorescencia principal.

Finalmente, con la información obtenida sobre las variables medidas directamente en los individuos y sus inflorescencias, para cada individuo, se calcularon estas otras:

- *Diámetro medio del individuo o diámetro del individuo* (Ds-ID): calculado como el promedio de los dos diámetros mayores del individuo (D1 y D2).

$$Ds-ID = (D1 + D2) / 2$$

- Densidad de cincinos por inflorescencia (DCC-IF): calculado como el cociente entre el número total de cincinos y la longitud de cada inflorescencia.

$$DCC-IF = CC-IF / L-IF$$

- *Número de flores por inflorescencia (o esfuerzo reproductivo de la inflorescencia)* (FL-IF): calculado como el producto del número de cincinos por inflorescencia (CC-IF) y el número de flores por cincino (FL-CC).

$$FL-IF = CC-IF \times FL-CC$$

- *Número de flores por individuo (o esfuerzo reproductivo del individuo)* (FL-ID): calculado como el producto del número total de inflorescencias del individuo (IF-ID) y el número de flores por inflorescencia (FL-IF).

$$FL-ID = IF-ID \times FL-IF$$

- *Porcentaje de frutos por flor de datos conocidos por individuo, o porcentaje de frutos por flor* (FRFL-ID): calculado como el promedio del cociente entre el número de frutos por cincino (FR-CC) y el número de flores de datos conocidos por cincino (FLdc-CC), multiplicado por cien.

$$FRFL-ID = 100 \times (FR-CC / FLdc-CC)$$

- *Porcentaje de semillas por óvulo en las flores de datos conocidos por individuo, o porcentaje de semillas por óvulo* (SEOV-ID): calculado como el promedio del cociente entre el número de semillas por cincino (SEM-CC) y el producto entre el número de óvulos por flor y el número de flores de datos conocidos (FLdc-CC) por cincino, multiplicado por cien. Se ha considerado que el *número de óvulos* es cuatro en todos los casos (ver Capítulo 4, apartado 4.4.1.2.).

$$SEOV-ID = 100 \times [SEM-CC / (4 \times FLdc-CC)]$$

- *Porcentaje de flores abortadas por flor de datos conocidos por individuo, o porcentaje de flores abortadas por flor* (ABFL-ID): calculado como el promedio del cociente entre el número de flores abortadas por cincino (AB-CC) y el número de flores de datos conocidos por cincino (FLdc-CC), multiplicado por cien.

$$ABFL-ID = 100 \times (AB-CC / FLdc-CC)$$

- Número de frutos por individuo (FR-ID): calculado como el producto del porcentaje de frutos por flor (FRFL-ID) y el número de flores por individuo (FL-ID).

$$FR-ID = FRFL-ID \times FL-ID$$

- Número de semillas por individuo (SE-ID): calculado como el producto del porcentaje de semillas por óvulo (SEOV-ID) y el número de óvulos por individuo (calculado a su vez como el producto del número de flores por individuo por cuatro).

$$SE-ID = SEOV-ID \times (4 \times FL-ID)$$

- Número de flores abortadas por individuo (AB-ID): calculado como el producto del porcentaje de flores abortadas por flor (ABFL-ID) y el número de flores por individuo (FL-ID).

$$AB-ID = ABFL-ID \times FL-ID$$

Análisis de datos

De cada una de las variables se ha realizado un doble estudio estadístico de carácter descriptivo: según táxones y, en cada uno de ellos, según heteromorfismos sexuales (sólo formas hermafroditas y femeninas). Por otro lado, siempre que ha sido posible se ha comprobado la significación estadística de las diferencias observadas entre las distintas muestras (táxones/ formas sexuales). En ambos casos se ha seguido el protocolo detallado en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.). Además, aunque no serán descritos ni analizados en detalle, también se presentan los estadísticos descriptivos correspondientes a las formas sexuales intermedias, así como los de los resultados obtenidos en las distintas poblaciones naturales de cada taxon. Para facilitar la lectura y comprensión de los resultados, los datos relativos a al tamaño y forma de individuos e inflorescencias así como los referentes a la densidad de cincinos de éstas según heteromorfismos sexuales son descritos en el presente capítulo, pero serán discutidos en el capítulo 7.

No se presentaran los resultados de algunas variables, concretamente de aquéllas referidas a la oferta floral y la fecundidad a nivel de cincino (FLdc-CC, FL-CC, FR-CC, SE-CC y AB-CC), ni tampoco las correspondientes a las dos medidas del diámetro máximo de los individuos (D1-ID y D2-ID). En el primer caso, la razón estriba en que se trata de unas variables útiles para el cálculo de las restantes, pero que por sí mismas no aportan una información relevante para los objetivos de este trabajo. En cuanto a la medida del diámetro del individuo, se ha preferido emplear la variable derivada de las dos anteriores (DS-ID) porque se considera que de esta manera se simplifica el número de variables sin perder con ello una parte importante de la información.

Como complemento al estudio de los patrones de producción de núculas por fruto desarrollado en el capítulo anterior (apartados 5.3.2. y 5.4.2.), se ha comprobado si en las poblaciones naturales la producción de núculas por fruto

sigue o no una distribución aleatoria. El estudio se ha realizado a nivel de taxon, sin diferenciar entre formas sexuales, empleando un test Chi- cuadrado para determinar el ajuste a la distribución de Poisson de las frecuencias absolutas observadas (ver Capítulo 2, apartado 2.4.4.). El número total de flores muestreadas fue de 8.001 en *E. decaisnei*, 8.661 en *E. callithyrsum*, 7.107 en *E. onosmifolium* y 2.055 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. De entre todas ellas el número de frutos encontrado fue de 5.433 en *E. decaisnei*, 5.557 en *E. callithyrsum*, 3.958 en *E. onosmifolium* y 1.153 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

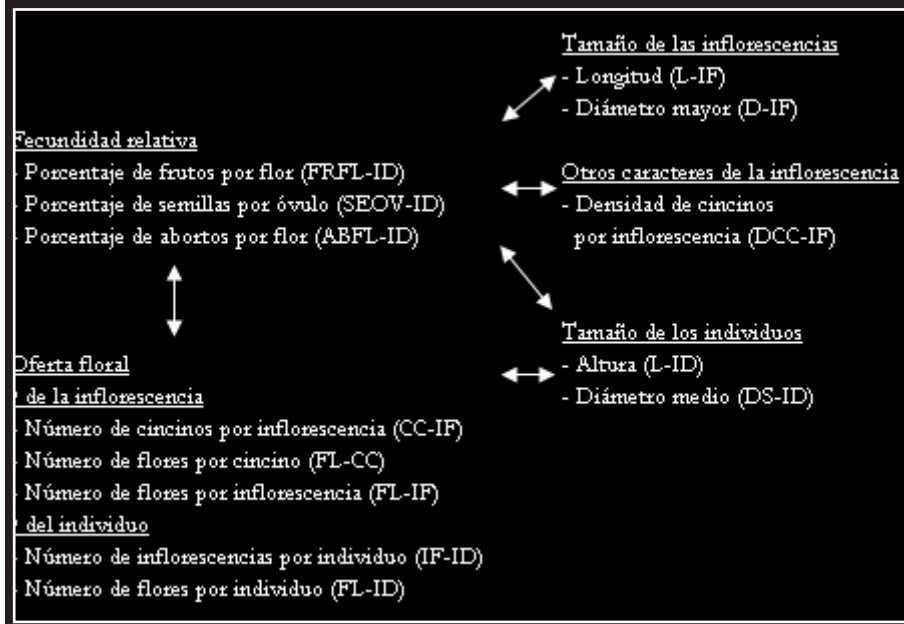
Como método para valorar las relaciones entre la oferta floral y la fecundidad con el tamaño de los individuos, el de las inflorescencias, y la densidad de cincinos de éstas, se ha empleado la correlación lineal mediante el coeficiente r de Pearson (ver Capítulo 2, apartado 2.4.4.). Este estudio se ha efectuado de manera independiente para cada taxon, empleando sólo los datos procedentes de individuos hermafroditas. En la figura 6.3.4. se detallan las variables correlacionadas.

Por último, la evaluación de los efectos de la posición de las flores en la inflorescencia sobre la fecundidad relativa se ha llevado a cabo de manera independiente en cada taxon. Para cada una de las dos variables consideradas (*posición del cincino en la inflorescencia* y *posición de la flor en el cincino*) se ha realizado un estudio estadístico de carácter descriptivo y se han analizado las diferencias entre grupos. Para ello se ha seguido el método que se detalla en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

Medida cualitativa de fecundidad: peso fresco de las semillas

Como medida cualitativa de fecundidad el *peso fresco de las semillas* (ver Capítulo 5, apartado 5.3.2.). El estudio se realizó sobre un total de de veintisiete

Figura 6.3.4. Variables correlacionadas mediante el coeficiente r de Pearson. Las flechas indican de qué manera las variables de los diferentes grupos fueron correlacionadas entre sí. El estudio fue realizado de manera independiente en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, a partir de datos recogidos en individuos hermafroditas de poblaciones naturales.



te poblaciones naturales, once de *E. decaisnei*, siete de *E. callithyrsum*, siete de *E. onosmifolium* y dos de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (tabla 6.3.1.). Los muestreos para la recolección de las semillas se llevaron a cabo a finales del primer período de fructificación de 2003, salvo algunas excepciones que se detallarán más adelante. En cada población se recogió al menos una de las siguientes muestras (tabla 6.3.1.):

- *muestra de la población general* (P. GRAL): compuesta por semillas procedentes de un mínimo de treinta individuos escogidos de forma aleatoria en el conjunto de la población.
- *muestra general de individuos hermafroditas* (GRAL-H): compuesta por semillas procedentes de al menos treinta individuos hermafroditas recogidos al azar.
- *muestra general de individuos femeninos* (GRAL-F): compuesta por semillas procedentes al menos treinta individuos femeninos recogidos al azar.

En el caso de la población de Guguy (EOSGG) de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, se recolectó además una *muestra general de individuos intermedios* (GRAL-I). Esta muestra estaba compuesta por semillas procedentes al menos treinta individuos intermedios recogidos al azar. Sólo se recolectó en esta población por ser, de todos los táxones, la única en la que se ha detectado una elevada incidencia de formas intermedias (ver Capítulo 5, apartado 5.4.3.1.).

Para la recolección de cada una de estas muestras se empleó siempre un criterio de máxima diversidad, consistente en recoger una pequeña cantidad de semillas por individuo del mayor número posible de individuos por población. En este sentido no hubo problemas para recoger las semillas correspondientes a las *muestras de la población general* (P-GRAL). Sin embargo para las otras tres muestras era necesario conocer el sexo de los individuos, por lo que la recolección estuvo limitada a aquellos individuos etiquetados previamente (ver aparta-

do anterior). Para asegurar que las semillas recogidas estuvieran maduras, sólo se recolectaron frutos con el cáliz completamente seco. Una vez recolectados, los frutos se guardaron en sobres de papel debidamente etiquetados.

En dos de las poblaciones de *E. decaisnei* (Amagro –EDA- y Caldera de Bandama –EDB-), y dos de *E. callithyrsum* (Barranco de Antona –ECUANT- y Tenteniguada –ECT-), no se pudieron recolectar semillas en 2003. En estos casos se emplearon semillas recogidas en años anteriores (años 1999 y 2000, - tabla 6.3.1.-).

Dado que en todas las muestras se observaron importantes diferencias en el tamaño de las semillas, con el fin de recoger dicha variabilidad se optó por pesarlas individualmente. El tiempo de trabajo necesario para ello, hizo que el número de semillas pesadas por muestra (generalmente entre veinte y treinta - tabla 6.3.1.-) fuera menor que de haberlo hecho por grupos. La elección de estas semillas fue siempre aleatoria. Como instrumento de medida se utilizó una balanza de precisión A & D-ER120A y Mettler Toledo AB54. Los resultados se expresan en 10×10^{-4} g.

Todas las semillas que fueron recolectadas para el cálculo de esta variable y no se emplearon en pruebas posteriores, así como todas aquéllas que con otros fines fueron recolectadas durante todo el período de estudio, se encuentran depositadas en el Banco de Germoplasma del Jardín Botánico Viera y Clavijo. El listado completo de estas semillas se ofrece en el Anexo II-tabla 2.4.5.

Análisis de datos

Se ha realizado un doble estudio estadístico de carácter descriptivo: por táxones y, dentro cada uno de ellos, entre las distintas muestras (P.GRAL, GRAL-H, GRAL-F y GRAL-I). Paralelamente se ha llevado a cabo un análisis

para comprobar si el *peso fresco de las semillas* presenta diferencias significativas entre los diferentes táxones y, dentro de cada uno de ellos, entre los individuos hermafroditas, femeninos e intermedios. En el primer caso se han empleado sólo las muestras de la población general (P.GRAL) de cada taxon, mientras que en el segundo se han comparado las muestras correspondientes a sus diferentes formas sexuales (GRAL-H, GRAL-F y GRAL-I). El método seguido para realizar estas comparaciones se cuenta descrito en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

6.3.2. ÉXITO REPRODUCTIVO POST-EMERGENTE

Germinación de las semillas

De cada una de las muestras recolectadas durante el 2003 para el estudio cualitativo de la fecundidad, se escogieron 25 semillas al azar (excepto en unos pocos casos en los que el número de semillas elegido fue ligeramente menor - ver tabla 6.3.1.-). Estas semillas fueron sembradas en placas de Petri, siguiendo el método detallado en el Capítulo 5 (apartado 5.3.2.). Se empleó una placa por muestra. En dos de las placas de *E. decaisnei* (concretamente las correspondientes a las muestras de P.GRAL de las poblaciones de Agaete –EDAG- y Hoya de Pineda –EDHP-) se desarrolló una fuerte infección por hongos. Ambas placas se eliminaron y, por lo tanto, no se dispone de los datos correspondientes. Finalmente, a partir de los datos obtenidos se calculó la *capacidad de germinación o porcentaje de germinación máximo (t)* de cada muestra (ver Capítulo 5, apartado 5.3.2.).

Análisis de datos

Se ha realizado un estudio estadístico descriptivo de cada una de estas variables por taxon y muestra. A partir de los datos correspondientes a las muestras de población general (PGRAL), siempre que ha sido posible se ha comprobado la significación estadística de las diferencias encontradas entre táxones. Asimismo, dentro de cada taxon, y de nuevo en los casos en los que ha sido posible, también se ha comprobado la significación estadística de las diferencias entre las muestras correspondientes a los individuos hermafroditas (GRAL-H) y femeninos (GRAL-F). El método empleado para ello se detalla en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

Supervivencia de las plántulas

Finalizadas las pruebas de germinación en placa, se escogieron aquellas muestras con el mayor número de plántulas germinadas y/o aquellas en las que éstas tenían un aspecto más saludable (tabla 6.3.1.). Esta decisión, que podría provocar un sesgo en cierto tipo de resultados, se adoptó porque a continuación debían ser repicadas. Éste es un proceso muy delicado y en general provoca bastante estrés en las plántulas. Con la elección de las más saludables se pretendió que la muestra seleccionada tuviera las mayores garantías de superar con éxito esta delicada fase del experimento.

El repicado se realizó siguiendo el protocolo descrito en el Capítulo 5 (apartado 5.3.2.), y durante tres meses se realizó un control semanal del número de plántulas vivas. Con los datos obtenidos se calculó el *porcentaje total de individuos supervivientes* (SUPV) y el *porcentaje de individuos supervivientes a partir de la primera semana de siembra* (SUPV-S1) (ver Capítulo 5 -apartado 5.3.2.-).

Análisis de datos

Al igual que en el caso anterior, se ha realizado un estudio descriptivo de cada una de estas dos variables por taxon y muestra. Asimismo, siempre que ha sido posible se ha comprobado la significación estadística de: 1. las diferencias entre táxones correspondientes a las muestras de población general (PGRAL); y 2. dentro de cada taxon, las diferencias entre las muestras de los individuos hermafroditas (GRAL-H) y femeninos (GRAL-F). El método empleado se encuentra detallado en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

6.4. RESULTADOS**6.4.1. TAMAÑO DE LOS INDIVIDUOS**

Las variables que se han empleado para el estudio del tamaño de los individuos fueron dos, su *longitud* (L-ID) y el *diámetro medio del individuo* (DS-ID). En la tabla 6.4.1. del Anexo-V se detallan los estadísticos descriptivos de cada una de las poblaciones muestreadas.

6.4.1.a. Análisis por táxones

La talla de los individuos es muy variable dentro de una misma especie. *E. callithyrsum* es el taxon cuyos individuos tienen por término medio un mayor tamaño (L-ID: 187,1 \pm 8,65 cm; DS-ID: 223,2 \pm 13,3 cm). Le siguen, por este orden, *E. decaisnei* (L-ID: 152,3 \pm 4,31 cm; DS-ID: 166,5 \pm 5,26 cm), *E. onosmifolium* (L-ID: 123,0 \pm 6,05 cm; DS-ID: 143,8 \pm 7,04 cm), y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (L-ID: 119,2 \pm 6,70 cm; DS-ID: 129,2 \pm 9,75 cm).

Las alturas mínimas fueron: 55,0 cm en *E. onosmifolium*; 65,0 cm en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*; 66,0 cm en *E. decaisnei*; y 85,0 cm en *E. callithyrsum*. Y los valores mínimos registrados para el diámetro: 37,5 cm en *E. decaisnei*; 60,0 cm en *E. onosmifolium*; 66,5 cm en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*; y 82,5 cm en *E. callithyrsum*. Los valores máximos para ambas variables corresponden a *E. callithyrsum*, donde se han encontrado individuos de hasta 360,0 cm de altura (L-ID) y 550,0 cm de diámetro (DS-ID). En el caso de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* los máximos registrados son muy similares: hasta 300,0 cm de altura y 320,0 cm de diámetro en el primer caso, y hasta 290,0 cm de altura y 330,0 cm de diámetro en el segundo. Finalmente, los máximos encontrados en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* fueron de 170,0 cm de altura y 250,0 cm de diámetro, los más pequeños de los cuatro táxones.

Las diferencias de altura y diámetro entre los cuatro táxones son significativas en todos los casos (Prueba de Kruskal- Wallis: L-ID: $\chi^2= 44,80$; g.l.=3; $p< 0,001$; DS-ID: $\chi^2= 35,11$; g.l.=3; $p< 0,001$), excepto en las comparaciones entre las dos subespecies de *E. onosmifolium* (tablas 6.4.2. y 6.4.3.).

6.4.1.b. Análisis según heteromorfismos sexuales (tabla 6.4.4.)

E. decaisnei

Tanto la altura como el diámetro medio son mayores en los individuos hermafroditas (L-ID: 157,0 ±5,11 cm; DS-ID: 171,7 ±5,79 cm) que en los femeninos (L-ID: 138,9 ±8,12 cm; DS-ID: 146,6 ±12,6 cm). Estas diferencias no son significativas en el caso de la altura (U de Mann- Whitney: U=968,0; $p= 0,064$), pero sí en el del diámetro medio (U de Mann- Whitney: U=923,0; $p= 0,033$).

Tabla 6.4.2. Contraste de las diferencias de tamaño de los individuos entre pares de táxones. Prueba no paramétrica U de Mann Whitney para la comparación de dos muestras independientes. Variables: altura (L-ID) y diámetro medio (DS-ID) de los individuos. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Variables	Táxones comparados	U de Mann-Whitney	Sig.
LID	ED-EOS	742,00	0,002
	EC-EOS	154,00	<0,001
	EO-EOS	605,00	0,965
DSID	ED-EOS	774,00	0,004
	EC-EOS	173,00	<0,001
	EO-EOS	521,00	0,329

Tabla 6.4.3. Contraste de las diferencias de tamaño de los individuos entre pares de táxones. Comparaciones múltiples HSD de Tuckey y de Tamhane. Factor de agrupación: táxon. Variables dependientes: altura (L-ID) y diámetro medio (DS-ID) de los individuos.Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC) y *E. onosmifolium* (EO). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Variables dependientes	Test	(I) TX	(J)TX	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.
LID	HSD de Tukey	ED	EC	-34,83	8,45	<0,001
		ED	EO	29,34	8,09	0,001
		EC	EO	64,17	9,73	<0,001
DSID	Tamhane	ED	EC	-56,65	14,31	0,001
		ED	EO	22,74	8,78	0,032
		EC	EO	79,39	15,06	<0,001

Tabla 6.4.4. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan el tamaño de los individuos, según heteromorfismos sexuales (cm). Variables (Var): L-ID= altura; DS-ID= diámetro medio. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sexo de los individuos (Sx): H= hermafrodita; F= femenino; I= intermedio.

Var	Tx	Sx	N	Rango	Media \pm E.T.
LID	ED	H	90	[70,00 - 300,00]	157,03 \pm 5,11
		F	28	[66,00 - 240,00]	138,86 \pm 8,12
		I	4	[90,00 - 210,00]	140,00 \pm 25,50
	EC	H	35	[120,00 - 360,00]	202,40 \pm 10,79
		F	15	[85,00 - 230,00]	148,67 \pm 9,74
		I (*)	1	,	230,0
	EO	H	35	[65,00 - 290,00]	128,89 \pm 8,39
		F	22	[58,00 - 180,00]	116,64 \pm 8,14
		I (*)	1	,	55,0
	EOS	H	7	[93,00 - 160,00]	125,29 \pm 9,31
		F	9	[65,00 - 167,00]	113,22 \pm 12,39
		I	2	[102,00 - 170,00]	136,00 \pm 34,00
DSID	ED	H	90	[37,50 - 320,00]	171,74 \pm 5,79
		F	28	[58,00 - 320,00]	146,59 \pm 12,57
		I	4	[161,00 - 242,00]	188,25 \pm 18,22
	EC	H	35	[120,00 - 550,00]	249,67 \pm 16,89
		F	15	[82,50 - 240,00]	158,83 \pm 10,79
		I (*)	1	,	260,0
	EO	H	35	[60,00 - 250,00]	146,86 \pm 8,22
		F	22	[78,00 - 330,00]	141,02 \pm 13,19
		I (*)	1	,	96,0
	EOS	H	7	[87,00 - 187,00]	144,29 \pm 14,68
		F	9	[66,50 - 250,00]	121,17 \pm 19,25
		I	2	[130,00 - 141,00]	135,50 \pm 5,50

(*) estos datos no corresponden a medias sino a valores puntuales.

E. callithyrsum

De nuevo el tamaño medio de los individuos hermafroditas (L-ID: 202,4 \pm 10,8 cm, DS-ID: 249,7 \pm 16,89) es mayor que el de los individuos femeninos (L-ID: 148,7 \pm 9,74 cm frente a DS-ID: 158,8 \pm 10,8 cm). Las diferencias en las dos variables consideradas son significativas (U de Mann-Whitney: L-ID: U=130,0; p= 0,005; DS-ID: U=108,0; p= 0,001).

E. onosmifolium

Al igual que en los casos anteriores, las dos variables elegidas para estudiar el tamaño del individuo son por término medio algo mayores en los individuos hermafroditas (L-ID: 128,9 \pm 8,39 cm; DS-ID: 146,9 \pm 8,22 cm) que en los femeninos (L-ID: 116,6 \pm 8,14 cm; DS-ID: 141,0 \pm 13,2 cm). Pero estas diferencias no son significativas en ninguno de los dos casos (U de Mann-Whitney: L-ID: U= 335,5; p= 0,417; DS-ID: U= 334,0; p= 0,403).

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

Como en los anteriores táxones, también en éste las dos variables estudiadas son por término medio mayores en los individuos hermafroditas (L-ID: 125,3 \pm 9,31 cm; DS-ID: 144,3 \pm 14,7 cm) que en los femeninos (L-ID: 113,2 \pm 12,4 cm; DS-ID: 121,2 \pm 19,2 cm). Pero, al igual que en *E. onosmifolium*, estas diferencias no son en ningún caso significativas (U de Mann-Whitney: L-ID: U= 22,0; p= 0,314; DS-ID: U= 18,0; p= 0,153).

6.4.2. TAMAÑO DE LAS INFLORESCENCIAS

Las variables empleadas para el estudio del tamaño de las inflorescencias fueron su *longitud* (L-IF) y *diámetro mayor* (D-IF). En la tabla 6.4.5. del Anexo-V se detallan los estadísticos descriptivos de cada una de las poblaciones muestreadas.

6.4.2.a. Análisis por táxones

Por término medio, *E. callithyrsum* es el taxon que posee las inflorescencias más largas ($31,5 \pm 1,46$ cm). Le siguen las de *E. onosmifolium* ($20,4 \pm 1,00$ cm) y, con valores similares entre sí, las de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* ($16,0 \pm 0,79$ cm) y *E. decaisnei* ($15,1 \pm 0,52$ cm). Los valores mínimos se sitúan en 6,0 cm para *E. decaisnei*, 6,5 cm para *E. onosmifolium*, 11,0 cm para *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, y 18,0 cm para *E. callithyrsum*. Los valores máximos corresponden a *E. callithyrsum*, especie en la que se han encontrado inflorescencias de hasta 68,0 cm de longitud, y *E. onosmifolium*, con inflorescencias de hasta 51,0 cm. El valor máximo observado en *E. decaisnei* fue de 32,0 cm, y en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* de 26,0 cm.

En relación con el diámetro, por término medio las inflorescencias más anchas son las de *E. decaisnei* ($10,68 \pm 0,28$ cm), seguidas por las de *E. callithyrsum* ($7,80 \pm 0,18$ cm), *E. onosmifolium* ($5,02 \pm 0,19$ cm) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* ($4,52 \pm 0,15$ cm), estas últimas con valores similares entre sí. Los valores mínimos fueron: 2,5 cm en *E. onosmifolium*, 3,0 cm en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*; 4 cm en *E. decaisnei*; y 5 cm en *E. callithyrsum*. Los valores máximos fueron: 19,0 cm en *E. decaisnei*; 11,0 cm en *E. callithyrsum*; 10,5 cm en *E. onosmifolium* y 6,0 cm en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Las diferencias observadas entre los cuatro táxones son significativas en todos los casos (Prueba de Kruskal- Wallis: L-IF: $\chi^2 = 109,35$; g.l. = 3; $p < 0,001$; D-IF: $\chi^2 = 158,82$; g.l. = 3; $p < 0,001$), excepto al comparar la longitud de las inflorescencias entre *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, y su diámetro entre las dos subespecies de *E. onosmifolium* (tablas 6.4.6.).

6.4.2.b. Análisis según heteromorfismos sexuales (tabla 6.4.7.)

E. decaisnei

Las inflorescencias de los individuos femeninos (L-IF: $16,32 \pm 1,14$ cm; D-IF: $11,29 \pm 0,59$ cm) son, por término medio, ligeramente mayores que las de los hermafroditas (L-IF: $14,88 \pm 0,60$ cm; D-IF: $10,52 \pm 0,34$ cm), si bien estas diferencias no son significativas (U de Mann- Whitney: L-IF: $U = 1.098,0$; $p = 0,304$; D-IF: $U = 1.072,5$; $p = 0,234$).

E. callithyrsum

Al contrario que en *E. decaisnei*, las inflorescencias de los individuos hermafroditas (L-IF: $33,2 \pm 1,96$ cm; D-IF: $8,07 \pm 0,19$ cm) son mayores que las de los femeninos (L-IF: $27,4 \pm 1,52$ cm; D-IF: $7,27 \pm 0,38$ cm). Estas diferencias no son significativas con respecto a la longitud de la inflorescencia (U de Mann-Whitney: $U = 181,5$; $p = 0,086$), pero sí con respecto al diámetro (U de Mann-Whitney: $U = 171,5$; $p = 0,049$).

Tabla 6.4.6. Contraste de las diferencias de tamaño de las inflorescencias entre pares de táxones. Resultados de la prueba no paramétrica U de Mann Whitney para la comparación de dos muestras independientes y de la prueba paramétrica t-Student para la comparación de medias entre dos muestras independientes. Variables: L-IF= longitud; y D-IF: diámetro. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Variables	Táxones comparados	U de Mann-Whitney	t- Student		Sig.
			t	g.I.	
<i>LIF</i>	ED- EC	297,50	-	-	<0,001
	ED- EO	1910,00	-	-	<0,001
	ED- EOS	1026,00	-	-	0,145
	EC- EO	431,00	-	-	<0,001
	EC-EOS	25,50	-	-	<0,001
	EO-EOS	354,50	-	-	0,005
<i>DIF</i>	ED- EC	1259,00	-	-	<0,001
	ED- EO	268,00	-	-	<0,001
	ED-EOS	21,00	-	-	<0,001
	EC-EO	-	10,51	107,00	<0,001
	EC-EOS	14,00	-	-	<0,001
	EO-EOS	513,00	-	-	0,280

Tabla 6.4.7. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan el tamaño de las inflorescencias, según heteromorfismos sexuales (cm). Variables (Var): L-IF= longitud; DIF= diámetro. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sexo de los individuos (Sx): H= hermafrodita; F= femenino; I= intermedio.

Var	Tx	Sx	N	Rango	Media ± E.T.
<i>LIF</i>	ED	H	90	[6,00 - 32,00]	14,88 ± 0,60
		F	28	[8,00 - 32,00]	16,32 ± 1,14
		I	4	[10,00 - 17,00]	12,50 ± 1,66
	EC	H	35	[18,00 - 68,00]	33,24 ± 1,96
		F	15	[18,00 - 37,00]	27,40 ± 1,52
		I (*)	1	,	33,0
	EO	H	35	[11,00 - 51,00]	21,84 ± 1,39
		F	22	[6,50 - 30,00]	18,66 ± 1,29
		I (*)	1	,	10,0
	EOS	H	7	[12,00 - 21,00]	16,14 ± 1,42
		F	9	[11,00 - 17,00]	14,33 ± 0,67
		I	2	[14,00 - 18,00]	16,00 ± 2,00
<i>DIF</i>	ED	H	90	[4,00 - 19,00]	10,52 ± 0,34
		F	28	[5,50 - 18,00]	11,29 ± 0,59
		I	4	[9,00 - 11,00]	10,25 ± 0,48
	EC	H	35	[6,00 - 11,00]	8,07 ± 0,19
		F	15	[5,00 - 10,00]	7,27 ± 0,38
		I (*)	1	,	6,5
	EO	H	35	[3,00 - 10,50]	5,16 ± 0,27
		F	22	[2,50 - 7,00]	4,91 ± 0,26
		I (*)	1	,	2,5
	EOS	H	7	[3,00 - 6,00]	4,71 ± 0,36
		F	9	[4,00 - 5,00]	4,50 ± 0,14
		I	2	[3,50 - 4,00]	3,75 ± 0,25

(*) estos datos no corresponden a medias sino a valores puntuales.

E. onosmifolium

Como en el caso anterior, también en esta especie los individuos hermafroditas presentan por término medio inflorescencias de mayor tamaño (L-IF: 21,8 \pm 1,39 cm; D-IF: 5,16 \pm 0,27 cm) que los femeninos (L-IF: 18,7 \pm 1,29 cm; D-IF: 4,91 \pm 0,26 cm). Sin embargo, en ningún caso estas diferencias son significativas (U de Mann- Whitney: L-IF: U= 304,5; p= 0,186; D-IF: U= 371,0; p= 0,817).

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

Al igual que en los otros dos táxones de la sección *Virescentia*, los promedios obtenidos para la longitud y el diámetro de las inflorescencias son mayores en los individuos hermafroditas (L-IF: 16,1 \pm 1,42 cm; D-IF: 4,71 \pm 0,36 cm) que en los femeninos (L-IF: 14,3 \pm 0,67 cm; D-IF: 4,50 \pm 0,14 cm). En ninguno de los dos casos las diferencias son significativas (U de Mann- Whitney: L-IF: U= 23,5; p= 0,391; D-IF: U= 22,5; p= 0,314).

6.4.3. DENSIDAD DE CINCHINOS POR INFLORESCENCIA

En la tabla 6.4.8. del Anexo-V se detallan los estadísticos descriptivos de esta variable, correspondientes a cada una de las poblaciones muestreadas.

6.4.3.a. Análisis por táxones

Por término medio, las inflorescencias con mayor densidad de cincinos son las correspondientes a las dos subespecies de *E. onosmifolium* (*E. onosmifolium* ssp. *spectabile*: 2,48 \pm 0,11 cincinos/cm; *E. onosmifolium*: 2,41 \pm 0,08 cincinos/cm) seguidas, con un valor similar, por *E. decaisnei* (2,35 \pm 0,05 cincinos/cm). Las inflorescencias más laxas son las de *E. callithyrsium* (1,94 \pm 0,08 cincinos/cm).

El menor de los valores mínimos corresponde a *E. callithyrsium*, con una densidad de tan solo 0,26 cincinos/cm. En los restantes táxones el valor mínimo supera 1 cincino/cm (1,21 en el caso de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*, y 1,78 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*). Inversamente, el valor máximo corresponde a *E. onosmifolium*, con una densidad de hasta 4,36 cincinos/cm. Este valor desciende hasta 4,00 cincinos/cm en el caso de *E. decaisnei*; hasta 3,46 cincinos/cm en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*; y hasta 3,17 cincinos/cm en el de *E. callithyrsium*. Los resultados de los test de comparación de esta variable entre táxones (Prueba de Kruskal- Wallis: $\chi^2 = 21,14$; g.l.= 3; p< 0,001) indican que las indiferencias sólo son significativas entre *E. callithyrsium* y el resto de los táxones (tablas 6.4.9. y 6.4.10.).

6.4.3.b. Análisis según heteromorfismos sexuales (tabla 6.4.11.)

E. decaisnei

Por término medio, la densidad de cincinos por inflorescencia es algo mayor en los individuos hermafroditas (2,41 \pm 0,06 cincinos/cm) que en los femeninos (2,16 \pm 0,01 cincinos/cm), aunque estas diferencias no son significativas (U de Mann- Whitney: U= 978,5; p= 0,075).

Tabla 6.4.9. Contraste de las diferencias relativas a la densidad de cincinos en la inflorescencia entre pares de táxones. Resultados de la prueba no paramétrica U de Mann Whitney para la comparación de dos muestras independientes y de la prueba paramétrica t- Student para la comparación de medias entre dos muestras independientes. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Táxones comparados	U de Mann-Whitney	t- Student t	g.l.	Sig.
ED-EOS	1098,00			0,297
ED- EC	,	4,21	171,00	<0,001
EC-EOS	251,00	,	,	<0,001
EO-EOS	564,50	,	,	0,621

Tabla 6.4.10. Contraste de las diferencias relativas a la densidad de cincinos por inflorescencia entre pares de táxones. Comparaciones múltiples HSD de Tuckey. Factor de agrupación: táxon. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC) y *E. onosmifolium* (EO). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

(I) TX	(J) TX	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.
ED	EC	0,41	0,10	<0,001
ED	EO	-0,06	0,09	0,798
EC	EO	-0,47	0,11	<0,001

Tabla 6.4.11. Estadísticos descriptivos correspondientes a la densidad de cincinos en la inflorescencia según heteromorfismos sexuales (cincinos/ cm). Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sexo de los individuos (Sx): H= hermafrodita; F= femenino; I= intermedio.

Tx	Sx	N	Rango	Media ± E.T.
ED	H	90	[1,21 - 4,00]	2,41 ± 0,06
	F	28	[1,38 - 3,40]	2,16 ± 0,10
	I	4	[1,29 - 3,30]	2,43 ± 0,42
EC	H	35	[0,26 - 3,17]	1,89 ± 0,11
	F	15	[1,32 - 2,71]	2,02 ± 0,11
	I (*)	1	,	2,76
EO	H	35	[1,21 - 3,87]	2,28 ± 0,10
	F	22	[1,87 - 4,36]	2,59 ± 0,11
	I (*)	1	,	3,10
EOS	H	7	[1,83 - 2,93]	2,30 ± 0,13
	F	9	[2,00 - 3,46]	2,70 ± 0,19
	I	2	[1,78 - 2,93]	2,35 ± 0,58

(*) estos datos no corresponden a medias sino a valores puntuales.

E. callithyrsum

Al contrario que en el caso anterior, en esta especie las inflorescencias de los individuos femeninos son algo más densas que las de los hermafroditas (2,02 ±0,11 cincinos/cm, frente a una media de 1,89 ±0,11 cincinos/cm de los hermafroditas). Pero esta diferencia tampoco es significativa (U de Mann- Whitney: U= 223,5; p= 0,409).

E. onosmifolium

Al igual que en *E. callithyrsum*, la mayor densidad de cincinos por inflorescencia corresponde a los individuos femeninos (2,59 ±0,11 cincinos/cm, frente a una media de 2,28 ±0,10 cincinos/cm de los individuos hermafroditas), siendo esta diferencia estadísticamente significativa (U de Mann- Whitney: U= 250,5; p= 0,027).

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

De manera similar a los otros dos táxones de *Virescentia*, también en esta especie los individuos femeninos son los que presentan una mayor densidad de cincinos por inflorescencia (2,70 ±0,19 cincinos/cm, frente a una media de 2,30 ±0,13 cincinos/cm en los individuos hermafroditas). Esta diferencia no es estadísticamente significativa (U de Mann- Whitney: U= 17,0; p= 0,124).

6.4.4. OFERTA FLORAL DE LA INFLORESCENCIA

Las variables empleadas para el estudio de la oferta floral de la inflorescencia fueron tres: el *número de cincinos por inflorescencia* (CC-IF), el *número de flores por cincino* (FL-CC), y el *número de flores por inflorescencia* (FL-IF). En la tabla 6.4.12. del Anexo-V se detallan los estadísticos descriptivos de cada una de las poblaciones muestreadas.

6.4.4.a. Análisis por táxones

Los tres táxones de la sección *Virescentia* se caracterizan por tener, por término medio, una oferta floral mayor que la de *E. decaisnei*. No sólo producen un mayor número de cincinos por inflorescencia, también el promedio de flores por cincino es superior. Dentro de este grupo, *E. callithyrsum* se distingue a su vez por ser el taxon en el que se han registrado los mayores valores medios en las tres variables consideradas (CC-IF: $58,2 \pm 2,61$; FL-CC: $21,2 \pm 0,59$; FL-IF: $1.219,7 \pm 60,9$). Las medias correspondientes a las dos subespecies de *E. onosmifolium* son similares: el promedio de flores por cincino es ligeramente mayor en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* ($17,7 \pm 0,85$) que en *E. onosmifolium* ($15,7 \pm 0,51$), aunque éste último presenta un mayor promedio de cincinos por inflorescencia ($47,5 \pm 1,73$) y de flores por inflorescencia ($770,5 \pm 46,96$) que el primero (CC-IF: $39,0 \pm 1,86$; FL-IF: $681,5 \pm 37,8$). Las menores medias corresponden en todos los casos a *E. decaisnei* (CC-IF: $34,2 \pm 1,14$; FL-CC: $12,7 \pm 0,35$; FL-IF: $443,5 \pm 20,8$). Los valores mínimos correspondientes al número de flores por cincino (FL-CC= 5,78) y por inflorescencia (FL-IF= 113,3) se registraron en *E. decaisnei*, y el valor mínimo correspondiente al número de cincinos por inflorescencia (CC-IF= 13,0) en *E. callithyrsum*. Los valores máximos de las tres variables pertenecen a *E. callithyrsum* (CC-IF: 97,0; FL-CC: 31,6; FL-IF: 2.417,8). Las diferencias observadas entre los cuatro táxones para las tres variables son signi-

ficativas en todos los casos, excepto en las comparaciones relativas al número de flores por cincino e inflorescencia entre las dos subespecies de *E. onosmifolium* (Prueba de Kruskal- Wallis: CC-IF: $\chi^2 = 89,49$; g.l.= 3; $p < 0,001$; FL-CC: $\chi^2 = 105,61$; g.l.= 3; $p < 0,001$; FL-IF: $\chi^2 = 123,02$; g.l.= 3; $p < 0,001$) (tablas 6.4.13. y 6.4.14.).

6.4.4.b. Análisis según heteromorfismos sexuales (individuos hermafroditas y femeninos) (tabla 6.4.15.)

E. decaisnei

Los individuos femeninos producen de media un mayor número de flores por cincino (FL-CC: $14,5 \pm 0,80$) y por inflorescencia (FL-IF: $494,7 \pm 40,3$) que los hermafroditas (FL-CC: $12,13 \pm 0,37$; FL-IF: $431,5 \pm 24,9$), mientras que el promedio de cincinos por inflorescencia es ligeramente mayor en estos últimos ($34,5 \pm 1,39$) que en los individuos femeninos ($33,9 \pm 2,09$). Estas diferencias sólo son significativas en el caso del número de flores por cincino (U de Mann-Whitney: CC-IF: $U = 1.235,5$; $p = 0,877$; FL-CC: $U = 815,5$; $p = 0,005$; FL-IF: $U = 981,0$; $p = 0,078$).

E. callithyrsum

Los individuos femeninos presentan una producción media de flores por cincino ($21,4 \pm 1,25$) ligeramente mayor que los hermafroditas ($21,2 \pm 0,69$). Contrariamente, los individuos hermafroditas producen un número algo mayor de cincinos y de flores por inflorescencia (CC-IF: $58,3 \pm 2,98$; FL-IF: $1.233,8 \pm 78,8$) que los individuos femeninos (CC-IF: $55,9 \pm 5,15$; FL-IF: $1.152,9 \pm 91,0$). En ningún caso estas diferencias son significativas (U de Mann-Whitney:

Tabla 6.4.13. Contraste de las diferencias en la oferta floral de la inflorescencia entre pares de táxones. Resultados de la prueba no paramétrica U de Mann Whitney para la comparación de dos muestras independientes y de la prueba paramétrica t- Student para la comparación de medias entre dos muestras independientes. Variables: CC-IF: número de cincinos por inflorescencia; FL-CC= número de flores por cincino; FL-IF= número de flores por inflorescencia. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Variables	Táxones comparados	U de Mann-Whitney	t- Student		Sig.
			t	g.I.	
CCIF	ED- EC	700,00	,	,	<0,001
	ED- EO	1452,00	,	,	<0,001
	ED- EOS	793,50	,	,	0,005
	EC- EO	,	3,42	88,61	0,001
	EC- EOS	156,00	,	,	<0,001
	EO- EOS	384,00	,	,	0,012
FLCC	ED- EOS	430,00	,	,	<0,001
	EC- EOS	287,00	,	,	0,002
	EO- EOS	433,50	,	,	0,051
FLIF	ED- EOS	458,00	,	,	<0,001
	EC- EOS	103,50	,	,	<0,001
	EO- EOS	566,00	,	,	0,633

Tabla 6.4.14. Contraste de las diferencias en la producción de flores por cincino e inflorescencia entre pares de táxones. Comparaciones múltiples HSD de Tuckey y de Tamhane. Factor de agrupación: táxon. Variables dependientes: número de flores por cincino (FL-CC) y número de flores por inflorescencia (FL-IF) de los individuos. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC) y *E. onosmifolium* (EO). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Variables dependientes	Test	(I) TX	(J)TX	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.
FLCC	HSD de Tukey	ED	EC	-8,50	0,66	<0,001
		ED	EO	-2,98	0,63	<0,001
		EC	EO	5,52	0,76	<0,001
FLIF	Tamhane	ED	EC	-776,18	64,33	<0,001
		ED	EO	-326,99	51,35	<0,001
		EC	EO	449,19	76,90	<0,001

CC-IF: U= 229,0; p= 0,478; FL-CC: U= 253,5; p= 0,849; FL-IF: U= 230,0; p= 0,491).

E. onosmifolium

Excepto en el número de flores por cincino, en el que la media de los individuos hermafroditas es algo superior a la de los femeninos (16,1 ±0,67 frente a 15,5 ±0,75, respectivamente), en las restantes variables la media de los individuos femeninos (CC-IF: 48,8 ±2,99; FL-IF: 780,3 ±72,9) es algo mayor que la de los hermafroditas (CC-IF: 47,2 ±2,14; FL-IF: 779,5 ±61,9). En ninguna de estas tres variables las diferencias observadas son significativas (U de Mann-Whitney: CC-IF: U= 369,0; p= 0,793; FL-CC: U= 380,0; p= 0,935; FL-IF: U= 384,0; p= 0,987).

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

Sólo en el caso del número de cincinos por inflorescencia se ha encontrado un promedio mayor en los individuos femeninos (38,0 ±1,72) que en los hermafroditas (37,0 ±3,42). En las otras dos variables las medias de los individuos hermafroditas son mayores (FL-CC: 20,0 ±1,37; FL-IF: 745,0 ±92,6) que las de los individuos femeninos (FL-CC: 18,0 ±1,19; FL-IF: 672,2 ±33,3). No obstante, estas diferencias son pequeñas y en ninguno de los tres casos son significativas (U de Mann-Whitney: CC-IF: U= 30,5; p= 0,915; FL-CC: U= 24,0; p= 0,427; FL-IF: U= 30,0; p= 0,874).

Tabla 6.4.15. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan la oferta floral de la inflorescencia, según heteromorfismos sexuales. Variables (Var): CC-IF: número de cincinos por inflorescencia; FL-CC= número de flores por cincino; FL-IF= número de flores por inflorescencia. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsun*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sexo de los individuos (Sx): H= hermafrodita; F= femenino; I= intermedio.

Var	Tx	Sx	N	Rango	Media \pm E.T.
CCIF	ED	H	90	[16,00 - 80,00]	34,52 \pm 1,39
		F	28	[15,00 - 63,00]	33,89 \pm 2,09
		I	4	[22,00 - 34,00]	28,50 \pm 2,96
	EC	H	35	[13,00 - 95,00]	58,29 \pm 2,98
		F	15	[34,00 - 97,00]	55,87 \pm 5,15
		I (*)	1	,	91
	EO	H	35	[23,00 - 81,00]	47,17 \pm 2,14
		F	22	[26,00 - 76,00]	48,82 \pm 2,99
		I (*)	1	,	31
	EOS	H	7	[22,00 - 46,00]	37,00 \pm 3,42
		F	9	[30,00 - 45,00]	38,00 \pm 1,72
		I	2	[32,00 - 41,00]	36,50 \pm 4,50
FLCC	ED	H	90	[5,78 - 22,33]	12,13 \pm 0,37
		F	28	[9,56 - 29,78]	14,54 \pm 0,80
		I	4	[8,44 - 23,22]	13,33 \pm 3,38
	EC	H	35	[11,00 - 28,44]	21,21 \pm 0,69
		F	15	[14,33 - 31,56]	21,38 \pm 1,25
		I (*)	1	,	19,00
	EO	H	35	[10,33 - 26,33]	16,06 \pm 0,67
		F	22	[9,00 - 22,89]	15,47 \pm 0,75
		I (*)	1	,	7,78
	EOS	H	7	[14,67 - 24,89]	20,05 \pm 1,37
		F	9	[12,44 - 23,33]	17,99 \pm 1,19
		I	2	[12,89 - 14,44]	13,67 \pm 0,78

Var	Tx	Sx	N	Rango	Media \pm E.T.
FLIF	ED	H	90	[113,33 - 1.232,00]	431,36 \pm 24,93
		F	28	[186,00 - 952,89]	494,68 \pm 40,32
		I	4	[238,89 - 510,89]	360,06 \pm 62,40
	EC	H	35	[320,67 - 2.417,78]	1.233,80 \pm 78,76
		F	15	[742,78 - 1.778,33]	1.152,94 \pm 91,00
		I (*)	1	,	1.729,00
	EO	H	35	[281,11 - 1.980,00]	779,55 \pm 61,86
		F	22	[306,00 - 1.419,11]	780,27 \pm 72,87
		I (*)	1	,	241,11
	EOS	H	7	[440,00 - 1.027,33]	744,98 \pm 92,56
		F	9	[560,00 - 826,56]	672,19 \pm 33,32
		I	2	[412,44 - 592,22]	502,33 \pm 89,89

(*) estos datos no corresponden a medias sino a valores puntuales.

Tabla 6.4.17. Contraste de las diferencias en la producción de inflorescencias y flores por individuo entre pares de táxones. Resultados de la prueba no paramétrica U de Mann Whitney para la comparación de dos muestras independientes. Variables: IF-ID: número de inflorescencias por individuo; FL-ID= número de flores por individuo. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Var	Táxones comparados	U de Mann-Whitney	Sig.
IFID	ED- EC	2248,50	0,004
	ED- EO	2925,50	0,061
	ED- EOS	734,50	0,002
	EC- EO	832,50	<0,001
	EC- EOS	489,50	0,569
	EO- EOS	242,50	<0,001
FLID	ED- EC	2282,00	0,006
	ED- EO	1976,00	<0,001
	ED- EOS	1135,00	0,405
	EC- EO	1219,00	0,114
	EC- EOS	310,00	0,005
	EO- EOS	246,00	<0,001

6.4.5. OFERTA FLORAL DEL INDIVIDUO

Las variables seleccionadas para el estudio de la oferta floral en el individuo fueron el número de *inflorescencias por individuo* (IF-ID) y el *número de flores por individuo* (FL-ID). En la tabla 6.4.16. del Anexo-V se detallan los estadísticos descriptivos de cada una de las poblaciones muestreadas.

6.4.5.a. Análisis por táxones

Número de inflorescencias por individuo

De los cuatro táxones estudiados, *E. onosmifolium* se caracteriza por presentar una producción media de inflorescencias por individuo (120,7 ±19,1) mayor que la del resto. Comparativamente, dicha producción es 1,5 veces superior al de *E. decaisnei* (80,5 ±6,46); 1,9 veces superior al de *E. callithyrsum* (62,0 ±13,4); y 3,4 veces superior al de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (35,9 ±7,02). El valor máximo para esta variable también corresponde a *E. onosmifolium*, con un registro de unas 1000 inflorescencias por individuo. Este valor desciende hasta 550 en *E. callithyrsum*, 330 en *E. decaisnei* y 145 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las diferencias observadas para esta variable entre los cuatro táxones no son significativas entre *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*, ni entre *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, pero sí en el resto de los casos (Prueba de Kruskal- Wallis: $\chi^2= 25,70$; g.l= 3; p< 0,001) (tabla 6.4.17).

Número de flores por individuo

El mayor promedio corresponde de nuevo a *E. onosmifolium*, con un valor (84.998 ±11.989) que es: 1,1 veces superior al de *E. callithyrsum* (75.058

± 16.140); 2,2 veces superior al de *E. decaisnei* (38.728 ± 4.469); y 3,6 veces superior al de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (23.537 ± 4.309). El valor mínimo corresponde a *E. decaisnei* con 468 flores por individuo, seguido por *E. callithyrsum* con 855, *E. onosmifolium* con 2.366 y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* con 3.873. El mayor valor máximo fue el encontrado en *E. callithyrsum*, con una producción de 613.333 flores por individuo, seguido por el de *E. onosmifolium* con 527.333, el de *E. decaisnei* con 246.400 y, finalmente, el de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, con 85.550 flores por individuo. Las diferencias observadas (Prueba de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 30,43$; g.l.= 3; $p < 0,001$) son significativas en todos los casos excepto entre *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, y entre *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* (tabla 6.4.17).

6.4.5.b. Análisis según heteromorfismos sexuales (tabla 6.4.18.)

E. decaisnei

Los valores medios de las dos variables consideradas son superiores en los individuos hermafroditas (IF-ID: $85,5 \pm 7,5$; FL-ID: 40.281 ± 5.432) que en los femeninos (IF-ID: $59,5 \pm 12,4$; FL-ID: 32.586 ± 8.241). Las diferencias observadas sólo son estadísticamente significativas en el caso del número de inflorescencias por individuo (U de Mann-Whitney: IF-ID: $U = 913,5$; $p = 0,028$; FL-ID: $U = 1.072,0$; $p = 0,234$).

E. callithyrsum

Al igual que en el caso anterior, en ambas variables los promedios de los individuos hermafroditas (IF-ID: $76,2 \pm 18,8$; y FL-ID: 91.986 ± 22.578) son claramente mayores que los encontrados en los individuos femeninos (IF-ID:

$29,8 \pm 8,85$; y FL-ID: 35.262 ± 10.663). En este taxon las diferencias observadas son significativas en los dos casos (U de Mann-Whitney: IF-ID: $U = 151,5$, $p = 0,019$; FL-ID: $U = 154,0$, $p = 0,022$).

E. onosmifolium

En ambas variables el promedio de los individuos femeninos (IF-ID: $141,8 \pm 45,0$; y FL-ID: 97.477 ± 25.456) es mayor que el de los individuos hermafroditas (IF-ID: $108,3 \pm 14,6$; y FL-ID: 78.943 ± 11.853), aunque las diferencias no son estadísticamente significativas (U de Mann-Whitney: IF-ID: $U = 370,5$; $p = 0,812$; FL-ID: $U = 373,0$; $p = 0,844$).

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

Los resultados son similares a los de la otra subespecie de *E. onosmifolium*: en ambas variables promedios correspondientes a los individuos femeninos son algo mayores (IF-ID: $44,8 \pm 14,8$; y FL-ID: 29.478 ± 9.102) que los de los hermafroditas (IF-ID: $34,7 \pm 7,82$; y FL-ID: 24.107 ± 4.247), y las diferencias no son significativas en ninguno de los dos casos (U de Mann-Whitney: IF-ID: $U = 25,5$; $p = 0,525$; FL-ID: $U = 27,0$; $p = 0,634$).

6.4.6. FECUNDIDAD RELATIVA

Son dos las variables elegidas para valorar la medida relativa de la fecundidad, el *porcentaje de frutos por flor* (FRFL-ID) y el *porcentaje de semillas por óvulo* (SEOV-ID). Además, de manera complementaria, se ha valorado el *porcentaje de flores abortadas por flor* (ABFL-ID). En la tabla 6.4.19. del Anexo-V se detallan los

Tabla 6.4.18. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan a la oferta floral del individuo, según heteromorfismos sexuales. Variables (Var): IF-ID= número de inflorescencias por individuo; FL-ID= número de flores por individuo. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sexo de los individuos (Sx): H= hermafrodita; F= femenino; I= intermedio.

Var	Tx	Sx	N	Rango	Media ± E.T.
IFID	ED	H	90	[1,00 - 330,00]	85,51 ± 7,51
		F	28	[7,00 - 270,00]	59,46 ± 12,42
		I	4	[48,00 - 250,00]	115,75 ± 47,38
	EC	H	35	[7,00 - 550,00]	76,23 ± 18,77
		F	15	[1,00 - 130,00]	29,80 ± 8,85
		I (*)	1	,	46,00
	EO	H	35	[4,00 - 300,00]	108,31 ± 14,56
		F	22	[16,00 - 1.000,00]	141,77 ± 45,05
		I (*)	1	,	93,00
	EOS	H	7	[20,00 - 80,00]	34,71 ± 7,82
		F	9	[8,00 - 145,00]	44,78 ± 14,84
		I	2	[25,00 - 31,00]	28,00 ± 3,00
FLID	ED	H	90	[468 - 246.400]	40.281 ± 5.432
		F	28	[1.867 - 198.611]	32.586 ± 8.241
		I	4	[11.467 - 102.944]	46.774 ± 21.648
	EC	H	35	[2.245 - 613.333]	91.986 ± 22.578
		F	15	[855 - 135.951]	35.262 ± 10.663
		I (*)	1	,	79.534
	EO	H	35	[2.366 - 301.400]	78.943 ± 11.853
		F	22	[10.747 - 527.333]	97.477 ± 25.456
		I (*)	1	,	22.423
	EOS	H	7	[13.640 - 43.804]	24.107 ± 4.247
		F	9	[6.612 - 85.550]	29.478 ± 9.102
		I	2	[12.786 - 14.806]	13.796 ± 1.010

(*) estos datos no corresponden a medias sino a valores puntuales.

estadísticos descriptivos de estas variables en cada una de las poblaciones muestreadas.

6.4.6.a. Análisis por táxones

Porcentaje de frutos por flor

Por término medio, el taxon con una mayor producción de frutos por flores es *E. callithyrsum* (60,3 ±2,11%), seguido por *E. decaisnei* (56,3 ±1,72%) y, finalmente, con valores similares entre sí, por *E. onosmifolium* (53,0 ±2,49%) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (50,3 ±3,99%). Los valores mínimos son: 4,8% en *E. onosmifolium*; 8,6% en *E. decaisnei*; 18,1% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*; y 22,4% en *E. callithyrsum*. Y los valores máximos: 96,2% en *E. decaisnei*; 94,9% en *E. onosmifolium*; 83,5% en *E. callithyrsum*; y 76,7% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En ningún caso las diferencias observadas entre táxones son estadísticamente significativas (Prueba de Kruskal- Wallis: $\chi^2= 7,51$; g.l.= 3; p< 0,057).

Porcentaje de semillas por óvulo

De los cuatro táxones, *E. decaisnei* es el que produce un mayor porcentaje de semillas por óvulo (25,0 ±0,91%). Le siguen, en este orden, *E. callithyrsum* (19,1 ± 0,84%), *E. onosmifolium* (16,5 ± 0,85) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (12,3 ±1,62%). Los valores mínimos son: 0,97% en *E. onosmifolium*; 2,23% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*; 3,62% en *E. decaisnei*; y 7,34% en *E. callithyrsum*. Y los valores máximos: 55,9% en *E. decaisnei*; 32,9% en *E. callithyrsum*; 31,2% en *E. onosmifolium*; y 25,0% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las diferencias observadas entre los cuatro táxones son significativas en todos los casos (Prueba de

Kruskal- Wallis: $\chi^2= 54,41$; g.l.= 3; $p< 0,001$), excepto entre *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* (tablas 6.4.20. y 6.4.21.).

Porcentaje de flores abortadas por flor

De los cuatro táxones estudiados, *E. decaisnei* se caracteriza por presentar un porcentaje medio de abortación mucho mayor ($17,4 \pm 1,10\%$), más de dos veces superior, que el de cualquiera de los tres táxones de *Virescentia*. Dentro de este grupo, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es el que posee una mayor tasa de abortación floral ($7,94 \pm 1,91\%$), seguido por *E. callithyrsum* ($6,58 \pm 1,12\%$) y *E. onosmifolium* ($4,28 \pm 0,83\%$). Los valores máximos son: $71,1\%$ en *E. decaisnei*; $37,0\%$ de *E. onosmifolium*; $34,3\%$ en *E. callithyrsum*; y $32,8\%$ en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las diferencias observadas sólo son significativas entre *E. decaisnei* y el resto de los táxones de *Virescentia* (Prueba de Kruskal- Wallis: $\chi^2= 81,07$; g.l.= 3; $p< 0,001$) (tablas 6.4.20.).

6.4.6.b. Análisis según heteromorfismos sexuales (tabla 6.4.22.)

E. decaisnei

La fecundidad relativa de los individuos femeninos (FRFL-ID: $57,5 \pm 3,81\%$; SEOV-ID: $27,6 \pm 2,15\%$) es ligeramente mayor que la de los hermafroditas (FRFL-ID: $56,7 \pm 1,95\%$; SEOV-ID: $24,6 \pm 1,01\%$), aunque las diferencias observadas no son significativas (U de Mann- Whitney: FRFL-ID: $U= 1.236,0$; $p= 0,879$; SEOV-ID: $U= 1.109,0$; $p= 0,339$).

En cuanto al porcentaje de abortos florales, de nuevo el promedio de los individuos hermafroditas ($17,2 \pm 1,15\%$) supera ligeramente al encontrado en

Tabla 6.4.20. Contraste de las diferencias en la producción de semillas por óvulo y de abortos por flor entre pares de táxones. Resultados de la prueba no paramétrica U de Mann Whitney para la comparación de dos muestras independientes. Variables: SEOV-ID= porcentaje de semillas por óvulo; ABFL-ID= porcentaje de abortos por flor. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Var	Táxones comparados	U de Mann-Whitney	Sig.
SEOVID	ED- EOS	386,50	<0,001
	EC- EOS	271,00	0,001
	EO- EOS	402,50	0,022
ABFLID	ED- EC	1271,00	<0,001
	ED- EO	967,50	<0,001
	ED- EOS	634,00	<0,001
	EC- EO	1116,50	0,028
	EC- EOS	493,50	0,603
	EO- EOS	430,50	0,047

Tabla 6.4.21. Contraste de las diferencias en la producción de semillas por óvulo entre pares de táxones. Comparaciones múltiples de Tamhane. Factor de agrupación: táxon. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC) y *E. onosmifolium* (EO). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

(I) TX	(J) TX	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.
ED	EC	5,97	1,24	<0,001
ED	EO	8,52	1,24	<0,001
EC	EO	2,55	1,19	0,102

los femeninos ($15,7 \pm 2,38\%$), si bien la diferencia no es significativa (U de Mann- Whitney: $U = 1.135,0$; $p = 0,429$).

E. callithyrsum

Los resultados son similares a los encontrados en *E. decaisnei*: la fecundidad relativa media de los individuos femeninos (FRFL-ID: $61,9 \pm 4,41\%$; SEOV-ID: $20,4 \pm 1,63\%$) es algo mayor que la de los hermafroditas (FRFL-ID: $59,0 \pm 2,37\%$; SEOV-ID: $18,5 \pm 1,01\%$), pero las diferencias no son significativas (U de Mann- Whitney: FRFL-ID: $U = 220,5$; $p = 0,374$; SEOV-ID: $U = 220,0$; $p = 0,368$).

Por el contrario, el promedio de aborción floral de los individuos femeninos ($8,07 \pm 2,11\%$) es ligeramente mayor que el de los hermafroditas ($6,04 \pm 1,37\%$), aunque esta diferencia tampoco tiene significación estadística (U de Mann- Whitney: $U = 203,5$; $p = 0,212$).

E. onosmifolium

Al igual que los anteriores táxones, la fecundidad relativa media de los individuos femeninos (FRFL-ID: $55,5 \pm 3,57\%$; SEOV-ID: $17,5 \pm 1,23\%$) vuelve a ser ligeramente mayor que los de los individuos hermafroditas (FRFL-ID: $52,7 \pm 3,22\%$; SEOV-ID: $16,3 \pm 1,10\%$), aunque de nuevo estas diferencias no son significativas (U de Mann- Whitney: FRFL-ID: $U = 364,0$; $p = 0,731$; SEOV-ID: $U = 368,0$; $p = 0,781$).

Al igual que *E. decaisnei*, en este taxon los individuos hermafroditas presentan un promedio de abortos florales algo mayor que el de los individuos feme-

ninios ($4,37 \pm 0,86\%$ frente a $4,06 \pm 1,74\%$, respectivamente), pero esta diferencia tampoco es significativa (U de Mann- Whitney: $U = 308,0$; $p = 0,205$).

E. onosmifolium ssp. spectabile

A diferencia de los otros tres táxones, en éste la fecundidad relativa media de los individuos hermafroditas (FRFL-ID: $54,7 \pm 4,69\%$; SEOV-ID: $13,7 \pm 3,00\%$) es mayor que la de los individuos femeninos (FRFL-ID: $42,8 \pm 7,33\%$; SEOV-ID: $8,08 \pm 1,52\%$). Aunque tampoco en este caso las diferencias son significativas (U de Mann- Whitney: FRFL-ID: $U = 22,0$; $p = 0,315$; SEOV-ID: $U = 19,0$; $p = 0,186$).

De manera similar a *E. callithyrsum*, el promedio de abortos florales encontrado en los individuos femeninos ($8,57 \pm 3,50\%$) es mayor que el de los individuos hermafroditas ($5,59 \pm 2,47\%$), pero esta diferencia tampoco tiene significación estadística (U de Mann- Whitney: $U = 28,0$; $p = 0,710$).

Tabla 6.4.22. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan la fecundidad relativa de los individuos, según heteromorfismos sexuales. Variables (Var): FRFL-ID= porcentaje de frutos por flor; SEOV-ID= porcentaje de semillas por óvulo; ABFL-ID= porcentaje de abortos por flor. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sexo de los individuos (Sx): H= hermafrodita; F= femenino; I= intermedio.

Var	Tx	Sx	N	Rango	Media \pm E.T.
FRFLID	ED	H	90	[8,59 - 96,23]	56,72 \pm 1,95
		F	28	[16,03 - 94,92]	57,54 \pm 3,81
		I	4	[15,72 - 55,88]	39,74 \pm 8,95
	EC	H	35	[26,67 - 83,54]	58,98 \pm 2,37
		F	15	[22,42 - 80,85]	61,91 \pm 4,41
		I (*)	1	,	82,14
	EO	H	35	[4,76 - 86,05]	52,67 \pm 3,22
		F	22	[18,49 - 94,92]	55,50 \pm 3,57
		I (*)	1	,	7,35
	EOS	H	7	[31,41 - 68,75]	54,72 \pm 4,69
		F	9	[18,10 - 76,71]	42,80 \pm 7,33
		I	2	[35,16 - 65,12]	50,14 \pm 14,98
SEOVID	ED	H	90	[3,62 - 55,94]	24,57 \pm 1,01
		F	28	[8,96 - 51,16]	27,63 \pm 2,15
		I	4	[7,18 - 25,46]	17,44 \pm 3,80
	EC	H	35	[7,34 - 32,95]	18,47 \pm 1,01
		F	15	[7,73 - 32,22]	20,37 \pm 1,63
		I (*)	1	,	20,47
	EO	H	35	[0,97 - 29,83]	16,29 \pm 1,10
		F	22	[7,53 - 31,17]	17,55 \pm 1,23
		I (*)	1	,	1,79
	EOS	H	7	[4,48 - 23,49]	13,70 \pm 3,00
		F	9	[2,23 - 14,83]	8,08 \pm 1,52
		I	2	[7,33 - 25,00]	16,16 \pm 8,84

Var	Tx	Sx	N	Rango	Media \pm E.T.
ABFLID	ED	H	90	[0,00 - 46,23]	17,20 \pm 1,15
		F	28	[0,00 - 44,09]	15,75 \pm 2,38
		I	4	[14,43 - 71,07]	34,61 \pm 12,49
	EC	H	35	[0,00 - 34,29]	6,04 \pm 1,37
		F	15	[0,61 - 26,90]	8,07 \pm 2,11
		I (*)	1	,	2,98
	EO	H	35	[0,00 - 22,71]	4,37 \pm 0,86
		F	22	[0,00 - 36,99]	4,06 \pm 1,74
		I (*)	1	,	5,88
	EOS	H	7	[1,25 - 19,70]	5,59 \pm 2,47
		F	9	[0,00 - 32,76]	8,57 \pm 3,50
		I	2	[5,49 - 14,73]	10,11 \pm 4,62

(*) estos datos no corresponden a medias sino a valores puntuales.

Tabla 6.4.23. Frecuencias absolutas observadas y esperadas (según la distribución aleatoria de Poisson) de producción de núcúlas por fruto para cada taxon, obtenidas a partir de los datos recogidos en sus poblaciones naturales. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Tx	Frec.	Número núcúlas/ fruto			
		1	2	3	4
ED	obs	2209	2022	923	279
	esp	1951	1821	1132	528
EC	obs	4100	1163	258	36
	esp	2713	1793	790	261
EO	obs	2702	1006	206	44
	esp	1857	1292	600	209
EOS	obs	773	306	55	19
	esp	535	378	177	63

6.4.6.c. Patrones de producción de núculas por fruto

En la tabla 6.4.23. se muestran las frecuencias absolutas observadas y las esperadas según la distribución de Poisson para cada taxon. Las diferencias entre ambas, resultaron significativas en todos los táxones (*E. decaisnei*: $\chi^2_{\text{obs}} = 213$; *E. callithyrsum*: $\chi^2_{\text{obs}} = 1.482$; *E. onosmifolium*: $\chi^2_{\text{obs}} = 836$; *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*: $\chi^2_{\text{obs}} = 234$; χ^2_{esp} (3 g.l.) = 7,815).

En el caso de *E. decaisnei* se observa un exceso de frutos con una y dos núculas con respecto a lo esperable por azar, y un déficit de frutos con tres y cuatro núculas (figura 6.4.1.). Por su parte, los tres táxones de *Virescentia* comparten un patrón muy similar de producción de núculas por fruto, caracterizado por un exceso significativo de frutos con una núcula y un defecto de aquéllos que poseen dos o más (figuras 6.4.2 a 6.4.4.).

6.4.7. FECUNDIDAD TOTAL

La fecundidad total del individuo se ha calculado mediante su *producción de frutos* (FR-ID) y su *producción de semillas* (SE-ID). De manera complementaria, se ha estimado la *producción total de abortos florales* (AB-FL). En la tabla 6.4.24. del Anexo-V se detallan los estadísticos descriptivos de estas variables en cada una de las poblaciones muestreadas.

6.4.7.a. Análisis por táxones

Producción de frutos por individuo

Por término medio, los táxones que tienen una mayor producción frutal por individuo son, con valores muy similares, *E. callithyrsum* (48.132 ± 11.071) y *E. onosmifolium* (45.082 ± 5.902). Esta producción es aproximadamente 2,3 veces superior a la de *E. decaisnei* (20.331 ± 2.222), y unas 3,6 superiores a la de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (12.893 ± 3.209). Los valores mínimos son: 155,6 frutos/ individuo en *E. decaisnei*; 684,2 en *E. callithyrsum*; 753,4 en *E. onosmifolium*; y 1.197 frutos/ individuo en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. El valor máximo corresponde a *E. callithyrsum* con una producción de 444.138 frutos por individuo. Le siguen, de lejos, los valores máximos de *E. onosmifolium* (169.145 frutos/ individuo), *E. decaisnei* (150.535 frutos/ individuo, respectivamente) y, muy por debajo, el de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (65.627 frutos/ individuo). Las diferencias observadas no son significativas entre *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, ni entre *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*, pero sí en el resto de los casos (Prueba de Kruskal- Wallis: $\chi^2 = 26,18$; g.l. = 3; $p < 0,001$) (tabla 6.4.25).

Producción de semillas por individuo

Al igual que en el caso anterior, por término medio la mayor producción de semillas por individuo vuelve a corresponder, con valores muy similares, a *E. callithyrsum* (57.562 ± 12.515) y *E. onosmifolium* (57.288 ± 7.788). Estos valores son aproximadamente 1,6 veces superiores a los registrados para *E. decaisnei* (36.793 ± 4.262), y unas 3,1 veces mayores que los valores encontrados en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (10.840 ± 2.420). Se registraron los siguientes mínimos: 277,8 semillas/ individuo en *E. decaisnei*; 660,0 en *E. onosmifolium*; 850,4 en *E. callithyrsum*; y 950,0 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Por otro lado, los valores máximos fueron: 453.333 semillas/ individuo en *E. callithyrsum*; 323.378 en *E.*

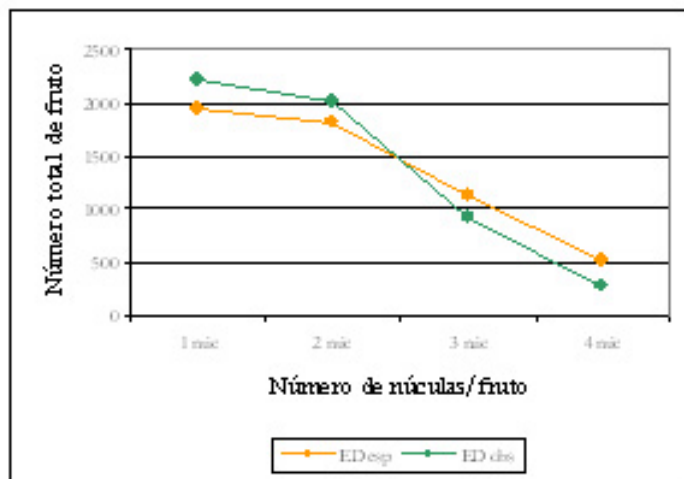


Figura 6.4.1. Frecuencias absolutas observadas y esperadas de producción de núcúlas por fruto en *E. decaisnei*, a partir de los datos obtenidos en las poblaciones naturales de esta especie.

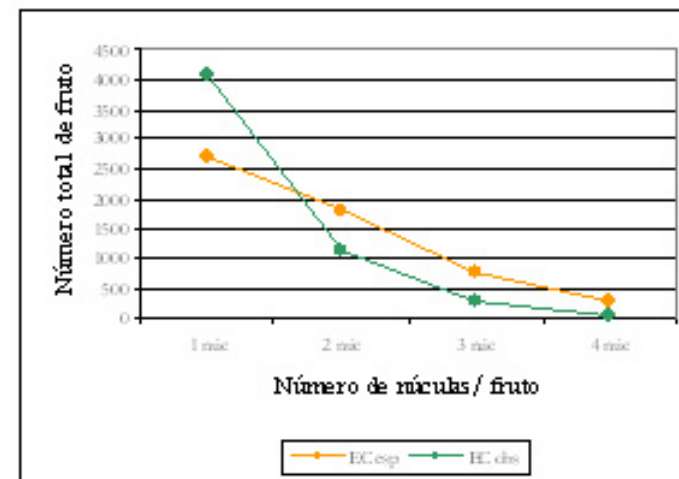


Figura 6.4.2. Frecuencias absolutas observadas y esperadas de producción de núcúlas por fruto en *E. callithyrsum*, a partir de los datos obtenidos en las poblaciones naturales de esta especie.

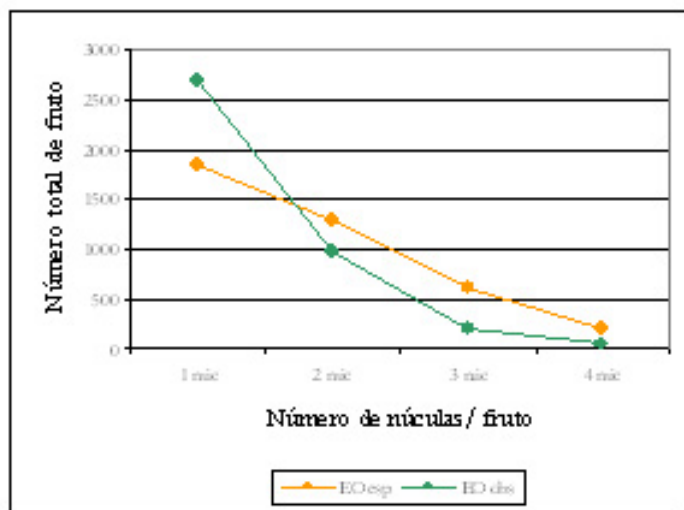


Figura 6.4.3. Frecuencias absolutas observadas y esperadas de producción de núcúlas por fruto en *E. onosmifolium*, a partir de los datos obtenidos en las poblaciones naturales de esta especie.

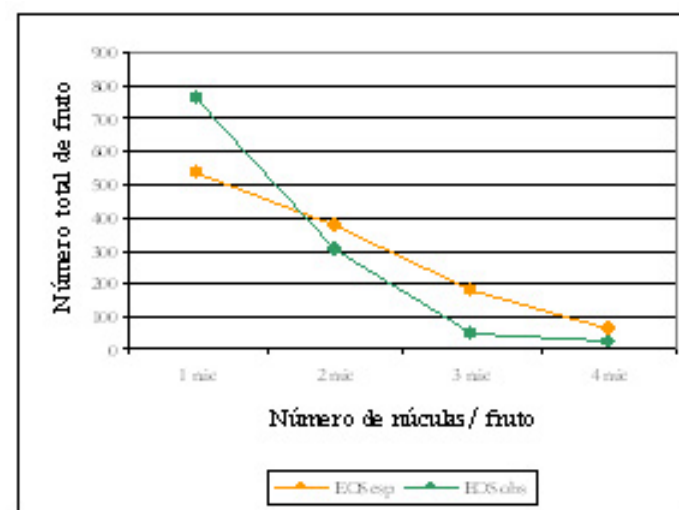


Figura 6.4.4. Frecuencias absolutas observadas y esperadas de producción de núcúlas por fruto en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, a partir de los datos obtenidos en las poblaciones naturales de esta especie.

Tabla 6.4.25. Contraste de las diferencias en la producción de frutos, semillas y abortos florales por individuo entre pares de táxones. Resultados de la prueba no paramétrica U de Mann Whitney para la comparación de dos muestras independientes. Variables: FR-ID= número total de frutos por individuo; SE-ID= número total de semillas por individuo; AB-ID= número total de flores abortadas por individuo. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Var	Táxones comparados	U de Mann-Whitney	Sig.
FRID	ED- EC	2231,50	0,003
	ED- EO	2188,00	<0,001
	ED- EOS	1047,00	0,182
	EC- EO	1341,00	0,402
	EC- EOS	289,00	0,002
	EO- EOS	286,00	<0,001
SEID	ED- EC	2671,00	0,143
	ED- EO	2774,00	0,019
	ED- EOS	661,50	<0,001
	EC- EO	1349,00	0,430
	EC- EOS	206,00	<0,001
	EO- EOS	225,00	<0,001
ABID	ED- EC	2358,00	0,012
	ED- EO	2321,00	<0,001
	ED- EOS	597,00	<0,001
	EC- EO	1344,50	0,414
	EC- EOS	417,00	0,142
	EO- EOS	493,50	0,199

decaisnei; 240.917 en *E. onosmifolium*; y 50.750 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las únicas diferencias estadísticamente significativas son las que mantiene *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* con el resto de los táxones (Prueba de Kruskal- Wallis: $\chi^2= 23,26$; g.l.= 3; $p< 0,001$) (tabla 6.4.25).

Porcentaje total de flores abortadas por individuo

El mayor porcentaje medio de flores abortadas por individuo corresponde a *E. decaisnei*, con un valor (7.567 \pm 1.402) que es 1,8 veces superior al encontrado en *E. callithyrsum* (4.074 \pm 948,3); 3,3 veces superior al de *E. onosmifolium* (2.352 \pm 434,2), y 8,7 veces mayor que el de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (1.044 \pm 223,6). A su vez, el valor medio encontrado en *E. callithyrsum* es 1,8 veces superior al de *E. onosmifolium* y 4,8 veces mayor que el de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Entre las dos especies de *E. onosmifolium* esta diferencia es de unas 2,7 veces, mayor en el caso de *E. onosmifolium*. En los cuatro táxones el valor mínimo fue cero, mientras que se registraron los siguientes valores máximos: 99.903 flores abortadas/ individuo en *E. decaisnei*; 31.398 en *E. callithyrsum*; 17.083 en *E. onosmifolium*; y 3.772 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sólo son significativas las diferencias encontradas entre *E. decaisnei* y el resto de táxones (Prueba de Kruskal- Wallis: $\chi^2= 24,31$; g.l.= 3; $p< 0,001$) (tabla 6.4.25).

6.4.7.b. Análisis según heteromorfismos sexuales (tabla 6.4.26.)

E. decaisnei

Para las dos variables consideradas, el promedio de fecundidad total es superior en los individuos hermafroditas (FR-ID: 21.525 \pm 2.729; SE-ID: 37.571

± 5.081) que en los femeninos (FR-ID: 16.780 ± 3.846 ; SE-ID: 34.524 ± 8.496), pero estas diferencias no son significativas (U de Mann- Whitney: FRFL-ID: $U=1.062,0$; $p= 0,210$; SEOV-ID: $U=1.131,0$; $p= 0,414$).

De la misma manera, la tasa de aborción total de los individuos hermafroditas (7.598 ± 1.587) también es mayor que la de los femeninos (6.285 ± 3.159), aunque esta diferencia tampoco es estadísticamente significativa (U de Mann- Whitney: $U=967,0$; $p= 0,064$).

E. callithyrsum

Al igual que en *E. decaisnei*, en este taxon la fecundidad total de los individuos hermafroditas (FR-ID: 58.129 ± 15.507 ; SE-ID: 68.912 ± 17.335) es superior a la de los individuos femeninos (FR-ID: 23.661 ± 8.056 ; SE-ID: 30.576 ± 11.188). Estas diferencias sólo son significativas con respecto a la producción frutal del individuo (U de Mann- Whitney: FRFL-ID: $U=159,0$; $p= 0,028$; SEOV-ID: $U=172,0$; $p= 0,055$).

Asimismo, también en este taxon la tasa total de aborción de los individuos hermafroditas (4.572 ± 1.309) es mayor que la de los femeninos (3.026 ± 1.036), pero esta diferencia no es significativa (U de Mann- Whitney: $U=233,0$; $p= 0,532$).

E. onosmifolium

A diferencia de los anteriores táxones, en éste los individuos femeninos son más fecundos (FR-ID: 50.749 ± 10.999 ; SE-ID: 64.450 ± 14.511) que los hermafroditas (FR-ID: 42.761 ± 6.889 ; SE-ID: 54.377 ± 9.107), aunque estas dife-

rencias no son estadísticamente significativas (U de Mann- Whitney: FRFL-ID: $U=374,0$; $p= 0,857$; SEOV-ID: $U=371,0$; $p= 0,818$).

Como en los casos anteriores, la tasa total de aborción de los individuos hermafroditas ($2.408 \pm 542,0$) es mayor que la de los femeninos ($2.310 \pm 767,8$). En este caso las diferencias no son significativas (U de Mann- Whitney: $U=330,0$; $p= 0,366$).

E. onosmifolium ssp. spectabile

Los individuos femeninos producen por término medio una mayor cantidad de frutos por individuo (15.779 ± 7.180) que los hermafroditas (13.371 ± 2.669), y estos producen una cantidad ligeramente superior de semillas por individuo (11.688 ± 2.544 frente a las 11.353 ± 5.294 de los femeninos). Pero en ningún caso estas diferencias son significativas (U de Mann- Whitney: FRFL-ID: $U=24,00$; $p= 0,427$; SEOV-ID: $U=20,00$; $p= 0,223$).

Como en los anteriores táxones, la tasa total de aborción de los individuos hermafroditas ($1.109,4 \pm 373,2$) es superior a la de los femeninos ($1.054 \pm 423,7$) y, al igual que en ellos, esta diferencia tampoco es significativa (U de Mann- Whitney: $U=26,0$; $p= 0,559$).

Tabla 6.4.26. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan la fecundidad total del individuo, según heteromorfismos sexuales. Variables (Var): FR-ID= número total de frutos por individuo; SE-ID= número total de semillas por individuo; AB-ID= número total de flores abortadas por individuo. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sexo de los individuos (Sx): H= hermafrodita; F= femenino; I= intermedio.

Var	Tx	Sx	N	Rango	Media ± E.T.
FRID	ED	H	90	[156 - 150.535]	21.526 ± 2.729
		F	28	[1.040 - 72.000]	16.780 ± 3.846
		I	4	[4.225 - 52.003]	18.313 ± 11.279
	EC	H	35	[800 - 444.138]	58.129 ± 15.507
		F	15	[684 - 96.597]	23.661 ± 8.056
		I (*)	1	,	65.331,50
	EO	H	35	[753 - 159.369]	42.761 ± 6.889
		F	22	[3.155 - 169.145]	50.749 ± 10.999
		I (*)	1	,	1.648,77
	EOS	H	7	[5.959 - 24.429]	13.371 ± 2.669
		F	9	[1.197 - 65.627]	15.779 ± 7.180
		I	2	[4.496 - 9.641]	7.068 ± 2.572
SEID	ED	H	90	[278 - 323.378]	37.571 ± 5.081
		F	28	[1.862 - 164.250]	34.524 ± 8.496
		I	4	[8.133 - 104.833]	35.163 ± 23.295
	EC	H	35	[1.031 - 453.333]	68.912 ± 17.335
		F	15	[850 - 158.803]	30.576 ± 11.188
		I (*)	1	,	65.115,56
	EO	H	35	[660 - 213.400]	54.378 ± 9.107
		F	22	[5.027 - 240.917]	64.450 ± 14.511
		I (*)	1	,	1.601,67
	EOS	H	7	[4.224 - 24.850]	11.688 ± 2.545
		F	9	[950 - 50.750]	11.353 ± 5.294
		I	2	[3.748 - 14.806]	9.277 ± 5.529

Var	Tx	Sx	N	Rango	Media ± E.T.
ABID	ED	H	90	[0 - 99.903]	7.598 ± 1.587
		F	28	[0 - 87.577]	6.286 ± 3.159
		I	4	[2.867 - 41.755]	15.843 ± 9.053
	EC	H	35	[0 - 31.398]	4.572 ± 1.309
		F	15	[27 - 11.627]	3.026 ± 1.036
		I (*)	1	,	2.367,08
	EO	H	35	[0 - 17.083]	2.408 ± 542
		F	22	[0 - 12.467]	2.310 ± 768
		I (*)	1	,	1.319,02
	EOS	H	7	[171 - 3.033]	1.109 ± 373
		F	9	[0 - 3.772]	1.054 ± 424
		I	2	[703 - 2.181]	1.442 ± 739

(*) estos datos no corresponden a medias sino a valores puntuales.

6.4.8. PESO FRESCO DE LAS SEMILLAS

En la tabla 6.4.27. del Anexo V se ofrecen los resultados de los descriptivos del estudio de las muestras según poblaciones naturales y en la tabla 6.4.28. los correspondientes a cada taxon.

E. decaisnei

El valor medio perteneciente a la muestra de la población general (P. GRAL) es de $34,6 \pm 0,75 \times 10^{-4}$ g, con un rango que va desde 5×10^{-4} g hasta $74,0 \times 10^{-4}$ g. El peso fresco de las semillas de la muestra de individuos femeninos (GRAL-F) ($34,5 \pm 1,27 \times 10^{-4}$ g) es algo mayor que el de la muestra de individuos hermafroditas ($32,1 \pm 1,28 \times 10^{-4}$ g), pero esta diferencia no es estadísticamente significativa (t-Student: $t = -1,29$; g.l. = 218; $p = 0,197$).

E. callithyrsum

El peso fresco medio de las semillas de la muestra de la población general es de $23,5 \pm 0,55 \times 10^{-4}$ g y el rango de $4,00 \times 10^{-4}$ g a $45,0 \times 10^{-4}$ g. El peso de las semillas de los individuos hermafroditas ($25,5 \pm 1,16 \times 10^{-4}$ g) y femeninos ($24,9 \pm 0,82 \times 10^{-4}$ g) es muy similar, y las diferencias entre ambos no son estadísticamente significativas (U de Mann Whitney: $U = 815,5$; $p = 0,512$).

E. onosmifolium

La media correspondiente a la muestra de la población general es de $20,3 \pm 0,44 \times 10^{-4}$ g, con un rango que va de $1,00 \times 10^{-4}$ g a $38,0 \times 10^{-4}$ g. El peso fres-

co medio obtenido en las muestras de individuos hermafroditas ($20,4 \pm 0,60 \times 10^{-4}$ g) y femeninos ($20,4 \pm 0,44 \times 10^{-4}$ g) es muy similar entre sí, y las diferencias entre ambos carecen de significación estadística (t- Student: $t = -0,06$; g.l.=263,6; $p = 0,951$).

E. onosmifolium ssp. spectabile

El valor medio correspondiente a la muestra de la población general es de $26,1 \pm 0,94 \times 10^{-4}$ g, mientras que el rango oscila entre $8,00 \times 10^{-4}$ g y $38,0 \times 10^{-4}$ g. El peso fresco de las semillas de los individuos femeninos es superior a esta media ($29,2 \pm 1,23 \times 10^{-4}$ g), mientras que el de los individuos hermafroditas ($24,6 \pm 2,03 \times 10^{-4}$ g) e intermedios ($23,7 \pm 1,63 \times 10^{-4}$ g) es algo menor. Las diferencias entre estas tres últimas muestras sólo son significativas entre las muestras de los individuos femeninos e intermedios (Welch: 4,27; g.l.1 = 2; g.l.2 = 58,9; $p = 0,019$) (tabla 6.4.29.).

Las comparaciones entre el peso fresco de los diferentes táxones entre sí, realizado a partir de las muestras de población general (P.GRAL) de cada uno de ellos, revelan la existencia de diferencias significativas en todos los casos excepto entre *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium ssp. spectabile* (Welch: g.l.1=3; g.l.2.= 253,3; $p < 0,001$) (tabla 6.4.30.).

6.4.9. PRUEBAS DE GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS

La variable considerada fue la capacidad de germinación o porcentaje de germinación máximo obtenido (\bar{g}). En la tabla 6.4.31. se detallan los estadísticos descriptivos de esta variable, según las diferentes muestras de cada taxon.

Tabla 6.4.28. Estadísticos descriptivos correspondientes al peso fresco de las semillas por táxones (10X-4 g). Muestras: P.GRAL= muestra de la población general; GRAL-H= muestra general de individuos hermafroditas; GRAL-F= muestra general de individuos femeninos; GRAL-I= muestra general de individuos intermedios.

Táxones	Muestras	N	Rango	Media ± E.T.
ED	P.GRAL	310	[5,00 - 74,00]	34,62 ± 0,75
	GRAL-H	100	[10,00 - 74,00]	32,14 ± 1,28
	GRAL-F	120	[11,00 - 78,00]	34,49 ± 1,27
EC			[0,00 - 0,00]	0,00 ± 0,00
	P.GRAL	224	[4,00 - 45,00]	23,46 ± 0,55
	GRAL-H	90	[0,00 - 63,00]	25,50 ± 1,16
	GRAL-F	20	[19,00 - 31,00]	24,90 ± 0,82
EOO			[0,00 - 0,00]	0,00 ± 0,00
	P.GRAL	205	[1,00 - 38,00]	20,32 ± 0,44
	GRAL-H	140	[4,00 - 37,00]	20,39 ± 0,60
	GRAL-F	160	[4,00 - 33,00]	20,43 ± 0,44
EOS			[0,00 - 0,00]	0,00 ± 0,00
	P.GRAL	60	[8,00 - 38,00]	26,12 ± 0,94
	GRAL-H	30	[3,00 - 41,00]	24,57 ± 2,03
	GRAL-F	44	[7,00 - 42,00]	29,18 ± 1,23
	GRAL-I	30	[7,00 - 37,00]	23,67 ± 1,63

Tabla 6.4.29. Contraste de las diferencias en el peso fresco de las semillas de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* entre muestras, mediante el test de comparaciones múltiples de Tamhane. Muestras: individuos hermafroditas (GRAL-H); individuos femeninos (GRAL-F); individuos intermedios (GRAL-I). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

(I) Muestra	(J) Muestra	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.
GRAL- H	GRAL- F	-4,62	2,38	0,164
	GRAL- I	0,90	2,61	0,981
GRAL- F	GRAL- I	5,52	2,04	0,027

Tabla 6.4.30. Contraste de las diferencias en el peso fresco de las semillas correspondientes a las muestras de población general (P.GRAL) entre táxones, mediante el test de comparaciones múltiples de Tamhane. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

(I) TX	(J) TX	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	Sig.
ED	EC	11,152	0,927	0,000
	EO	14,359	0,866	0,000
	EOS	8,499	1,196	0,000
EC	EO	3,207	0,706	0,000
	EOS	-2,652	1,085	0,093
EO	EOS	-5,859	1,034	0,000

Tabla 6.4.31. Estadísticos descriptivos correspondientes a la capacidad de germinación de las semillas de las diferentes muestras por táxones. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Muestras: P.GRAL= muestra de la población general; GRAL-H= muestra general de individuos hermafroditas; GRAL-F= muestra general de individuos femeninos.

Taxon	Muestra	N	Rango	Media ± E.T.
ED	P.GRAL	10	[12,50 - 68,00]	41,93 ± 5,96
	GRAL-H	5	[0,00 - 68,00]	37,37 ± 11,67
	GRAL-F	5	[4,17 - 76,00]	53,53 ± 13,22
EC	P.GRAL	8	[20,00 - 96,00]	64,23 ± 10,59
	GRAL-H	3	[32,00 - 84,00]	61,33 ± 15,38
	GRAL-F (*)	1	,	84,00
EO	P.GRAL	7	[16,00 - 72,00]	52,39 ± 7,45
	GRAL-H	6	[48,00 - 80,00]	61,50 ± 4,83
	GRAL-F	6	[12,00 - 92,00]	57,72 ± 10,96
EOS	P.GRAL	2	[32,00 - 70,00]	51,00 ± 19,00
	GRAL-H (*)	1	,	75,00
	GRAL-F	2	[35,71 - 88,00]	61,86 ± 26,14

(*) estos datos no corresponden a valores medios sino que son datos procedentes de una única muestra.

6.4.9.a. Análisis por táxones (sólo muestras de la población general -PGRAL-)

E. callithyrsum es el taxon en el que por término medio las semillas presentan una mayor capacidad de germinación ($64,2 \pm 10,6\%$). Le siguen, con valores similares entre sí, *E. onosmifolium* ($52,4 \pm 7,45\%$) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* ($51,0 \pm 19,0\%$). Finalmente, la capacidad de germinación de *E. decaisnei* es, por término medio, menor que la de los táxones de *Virescentia* ($41,9 \pm 5,96\%$). Se registraron los siguientes valores mínimos: 12% en *E. decaisnei*; 16% en *E. onosmifolium*; 20% en *E. callithyrsum*; y 32% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estas diferencias en ningún caso son significativas (Kruskal- Wallis: $H(3, N=29)=7,00$; $p=0,072$).

6.4.9.b. Análisis según formas sexuales

E. decaisnei

La tasa de germinación de los individuos femeninos ($53,5 \pm 13,2\%$) es mayor que la de los hermafroditas ($37,4 \pm 11,7\%$). Las diferencias entre ambos no son significativas (U de Mann Whitney: $U=8,00$; $p=0,201$).

E. callithyrsum

La tasa de germinación obtenida en la única muestra correspondiente a los individuos femeninos (84%) supera la media encontrada en las muestras de individuos hermafroditas ($61,3 \pm 15,4$) e iguala el valor máximo encontrado en ellas.

E. onosmifolium

Por término medio, la tasa de germinación de los individuos hermafroditas ($61,50 \pm 4,83\%$) es algo mayor que la encontrada en los femeninos ($57,7 \pm 11,0\%$), pero estas diferencias no son significativas (U de Mann Whitney: $U=17,5$; $p=0,936$).

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

El resultado de la única placa correspondiente a los individuos hermafroditas, muestra una capacidad de germinación (75%) superior a la media de los femeninos ($61,9 \pm 26,1\%$), pero inferior a su valor máximo (88%).

6.4.10. CAPACIDAD DE SUPERVIVENCIA DE LAS PLÁNTULAS

Las dos variables seleccionadas para cuantificarlo fueron el *porcentaje total de individuos supervivientes* (SUPV) y el *porcentaje de individuos supervivientes a partir de la primera semana de siembra* (SUPV-S1). En la tabla 6.4.32. se presentan los estadísticos descriptivos de las variables para cada tipo de muestra, por táxones. A continuación se describen los resultados obtenidos en el estudio descriptivo de las variables.

Tabla 6.4.32. Estadísticos descriptivos correspondientes a la capacidad de supervivencia de las plántulas de las diferentes muestras por táxones. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Variables: SUPV= porcentaje de supervivencia desde el momento de la siembra; SUPV-1S= porcentaje de supervivencia tras la primera semana de la siembra.

Variable	Taxon	Muestra	N	Rango	Media ± E.T.
SUPV	ED	P. GRAL (*)	1	,	62,50
		GRAL-H (*)	1	,	83,33
		GRAL-F (*)	1	,	100,00
	EC	P.GRAL	2	[40,00 - 63,16]	51,58 ± 11,58
		GRAL-H	2	[40,00 - 78,57]	59,29 ± 19,29
		GRAL-F (*)	1	,	30,00
	EO	P.GRAL	3	[53,85 - 75,00]	66,76 ± 6,54
		GRAL-H	3	[66,67 - 78,57]	72,22 ± 3,46
		GRAL-F	3	[37,50 - 73,33]	50,28 ± 11,55
SUPV_1S	ED	P. GRAL (*)	1	,	83,33
		GRAL-H (*)	1	,	100,00
		GRAL-F (*)	1	,	100,00
	EC	P.GRAL	2	[66,67 - 85,71]	76,19 ± 9,52
		GRAL-H	2	[84,62 - 85,71]	85,16 ± 0,55
		GRAL-F (*)	1	,	85,71
	EO	P.GRAL	3	[63,64 - 100,00]	78,35 ± 11,05
		GRAL-H	3	[76,92 - 91,67]	83,97 ± 4,27
		GRAL-F	3	[75,00 - 80,00]	77,86 ± 1,49

(*) estos datos no corresponden a valores medios sino que son datos procedentes de una única muestra.

6.4.10.a. Análisis por táxones (sólo muestras procedentes de la población general -PGRAL-)

Porcentaje total de individuos supervivientes

Por término medio, la mayor capacidad de supervivencia fue la de las plántulas de *E. onosmifolium* (66,8 ±6,54%), seguida por la de las plántulas de *E. callithyrsum* (51,6 ±11,6%). El valor obtenido en la única muestra correspondiente a *E. decaisnei* se sitúa en un punto intermedio (62,5%). Los valores mínimos fueron 40,0% en *E. callithyrsum* y 53,8% en *E. onosmifolium*, y los máximos 75,0% en *E. onosmifolium* y 63,2% en *E. callithyrsum*. Las diferencias entre *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* no son significativas (U de Mann Whitney: U=1,00; p= 0,248).

Porcentaje total de individuos supervivientes tras la primera semana de siembra

En los tres táxones, y especialmente en *E. decaisnei*, se observa un notable incremento del porcentaje de plántulas supervivientes con respecto al porcentaje total de supervivientes. El promedio de supervivencia de *E. onosmifolium* (78,3 ±11,0%) es ligeramente superior al de *E. callithyrsum* (76,2 ±9,52%). El resultado de la única muestra de *E. decaisnei* (83,3%) es superior a estas medias, pero no a los valores máximos encontrados en dichos táxones (85,7% en *E. callithyrsum* y 100% en *E. onosmifolium*). Los valores mínimos son 63,6% en *E. onosmifolium* y 66,7% en *E. callithyrsum*. Tampoco en este caso las diferencias entre *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* son significativas (U de Mann Whitney: U=3,00; p= 1,000).

6.4.10.b. Análisis según formas sexuales

E. decaisnei

Para este taxon sólo se disponía de una muestra correspondiente a cada tipo sexual. En el caso de los individuos hermafroditas la tasa de supervivencia total fue del 83,3%, y la tasa calculada tras la primera semana, del 100%. En el caso de los individuos femeninos la tasa de supervivencia fue en ambas variables del 100%.

E. callithyrsum

La tasa media de supervivencia total de los individuos hermafroditas (59,3 \pm 19,3%) fue mayor que la obtenida en la única muestra correspondiente a los femeninos (30%). Sin embargo, la tasa de supervivencia de ambos calculada tras la primera semana es muy similar (85,2 \pm 0,55% para los individuos hermafroditas y 85,7% para los femeninos).

E. onosmifolium

Al igual que en los táxones anteriores, la tasa de supervivencia total es menor que la calculada a partir de la primera semana. En ambos casos, la tasa de supervivencia de los individuos hermafroditas (SUPV: 72,2 \pm 3,46%; SUPV-1S: 84,0 \pm 4,27%) es mayor que la de los femeninos (SUPV: 50,3 \pm 11,5%; SUPV-1S: 77,9 \pm 1,49%). Estas diferencias no son en ningún caso significativas (U de Mann Whitney: SUPV: U= 2,00; p= 0,275; SUPV-1S: U= 2,00; p= 0,275).

6.4.11. ESTUDIO DE LAS RELACIONES QUE MANTIENEN LA FECUNDIDAD RELATIVA Y LA OFERTA FLORAL ENTRE SÍ, CON EL TAMAÑO DE LOS INDIVIDUOS, Y CON EL TAMAÑO Y DENSIDAD DE LAS INFLORESCENCIAS

En la tabla 6.3.2. se detallan las diferentes correlaciones realizadas.

6.4.11.1. Estudio de las relaciones entre la oferta floral y el tamaño de los individuos

E. decaisnei

El diámetro medio del individuo mantiene una correlación significativa y positiva con dos de las variables que determinan la oferta floral en la inflorescencia: el número de cincinos por inflorescencia (Pearson: $r= 0,263$; $p=0,012$), y el número de flores por inflorescencia (Pearson: $r= 0,251$; $p= 0,017$). Además, existe una correlación significativa y positiva entre las dos variables que caracterizan el tamaño del individuo y su oferta floral total, medida tanto en términos de número de inflorescencias por individuo (Pearson: L-ID: $r= 0,673$; $p< 0,001$; DS-ID: $r= 0,713$; $p<0,001$) como de número de flores por individuo (Pearson: L-ID: $r= 0,485$; $p< 0,001$; DS-ID: $r= 0,595$; $p< 0,001$). Sin embargo, mientras que la varianza que explica el tamaño del individuo en relación con la oferta floral de la inflorescencia es pequeña, en torno al 25%, la que explica con respecto a la oferta floral total del individuo asciende hasta un 60- 70%.

E. callithyrsum

No se ha encontrado ninguna correlación significativa entre el tamaño de los individuos y la oferta floral por inflorescencia, pero sí entre el tamaño de los individuos y su oferta floral total, medida en términos tanto de producción de inflorescencias (Pearson: L-ID: $r = 0,418$; $p = 0,012$; DS-ID: $r = 0,796$; $p < 0,001$) como de flores por individuo (Pearson: L-ID: $r = 0,379$; $p = 0,025$; DS-ID: $r = 0,817$; $p < 0,001$).

E. onosmifolium

Al igual que en el caso anterior, en este taxon tampoco se ha encontrado ninguna correlación significativa entre el tamaño del individuo y la oferta floral de la inflorescencia, pero sí entre el tamaño de los individuos y su esfuerzo reproductivo total medido en términos de producción total de inflorescencias (Pearson: L-ID: $r = 0,556$; $p = 0,001$; DS-ID: $r = 0,661$; $p < 0,001$) y de flores por individuo (Pearson: L-ID: $r = 0,544$; $p = 0,001$; DS-ID: $r = 0,680$; $p < 0,001$).

E. onosmifolium ssp. spectabile

No se ha encontrado ninguna correlación significativa entre el tamaño de los individuos y su oferta floral.

6.4.11.2. Estudio de las relaciones que mantiene la fecundidad relativa con el tamaño de los individuos, el tamaño y densidad de las inflorescencias y la oferta floral

E. decaisnei

No se ha observado ninguna correlación significativa entre la fecundidad relativa y el tamaño de los individuos. Sin embargo, el tamaño de las inflorescencias mantiene una correlación negativa con el porcentaje de flores abortadas por flor, aunque el porcentaje de la varianza total explicada no es muy alto (Pearson: L-IF: $r = -0,239$; $p = 0,023$; D-IF: $r = -0,273$; $p = 0,009$). Una relación similar es la que mantiene la oferta floral de la inflorescencia a través de su número de cincinos (CC-IF), con el porcentaje de flores abortadas por flor (Pearson: $r = -0,284$; $p = 0,007$). Finalmente, con respecto a la oferta floral total del individuo, la única correlación significativa se establece entre el número de inflorescencias por individuo y, de nuevo, el porcentaje de flores abortadas por flor. Esta correlación es positiva y posee un coeficiente de correlación bajo (Pearson: $r = 0,215$; $p = 0,042$).

E. callithyrsum

Al igual que en *E. decaisnei*, no se ha encontrado ninguna correlación significativa entre el tamaño de los individuos y su fecundidad relativa. Tampoco es significativa ninguna de las correlaciones entre las variables de la fecundidad relativa y las del tamaño de la inflorescencia. Sin embargo, existe una correlación significativa, de carácter positivo y coeficiente de correlación no muy fuerte, entre el porcentaje de frutos por flor y la densidad de cincinos por inflorescencia (Pearson: $r = 0,493$; $p = 0,003$).

En relación con la oferta floral de la inflorescencia, se han detectado dos correlaciones significativas: una positiva, entre el porcentaje de frutos por flor y el número de cincinos por inflorescencia (Pearson: $r = 0,396$; $p = 0,019$); y otra negativa, entre el porcentaje de semillas por óvulo y el número de flores por cincino (Pearson: $r = -0,462$; $p = 0,005$). No se ha detectado ninguna correlación significativa entre la oferta floral total del individuo y su fecundidad relativa.

E. onosmifolium

No se han encontrado correlaciones significativas entre el tamaño de los individuos y su fecundidad relativa. Con respecto al tamaño de las inflorescencias, sólo se han detectado correlaciones significativas, todas ellas de signo positivo, con respecto al porcentaje de flores abortadas por flor (Pearson: L-IF: $r = 0,631$; $p < 0,001$; D-IF: $r = 0,650$; $p < 0,001$). También se ha encontrado una correlación significativa, de signo negativo, entre la densidad de cincinos por inflorescencia y el porcentaje de flores abortadas por flor (Pearson: $r = -0,388$; $p = 0,021$).

En relación a la oferta floral de la inflorescencia, se han encontrado varias correlaciones significativas. Concretamente:

- Entre el porcentaje de semillas por óvulo y: a) el número de cincinos por inflorescencia (Pearson: $r = 0,390$; $p = 0,021$); b) el número de flores por inflorescencia (Pearson: $r = 0,393$; $p = 0,019$)
- Entre el porcentaje de flores abortadas por flor y: a) el número de cincinos por inflorescencia (Pearson: $r = 0,364$; $p = 0,032$); b) el número de flores por cincino (Pearson: $r = 0,439$; $p = 0,008$); y c) el número de flores por inflorescencia (Pearson: $r = 0,518$; $p = 0,001$).

Finalmente, sólo se ha detectado la existencia de una correlación significativa entre la oferta floral total del individuo y su fecundidad relativa. Esta correlación, de signo negativo, se establece entre el porcentaje de flores abortadas por flor y el número de inflorescencias por individuo (Pearson: $r = -0,452$; $p = 0,006$).

E. onosmifolium ssp. spectabile

En este taxon se ha detectado una correlación significativa entre el diámetro medio de los individuos y su producción de frutos por flor (Pearson: $r = 0,757$; $p = 0,049$). Asimismo se observa una correlación significativa, de carácter negativo, entre el diámetro de las inflorescencias y su porcentaje de abortos por flor (Pearson: $r = -0,825$; $p = 0,022$).

6.4.12. EFECTOS DE LA POSICIÓN DE LAS FLORES EN LA INFLORESCENCIA SOBRE LA FECUNDIDAD RELATIVA

6.4.12.1. Efecto de la posición de los cincinos respecto al eje principal de la inflorescencia

Los estadísticos descriptivos de las diferentes variables pueden consultarse en la tabla 6.4.33.

Tabla 6.4.33. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan la distribución de los recursos en la inflorescencia según la posición de los cincinos a lo largo del eje principal de ésta, por táxones (Basal= en el primer tercio basal; Medio= en el tercio central; Apical= en el tercio apical). Estudio descriptivo de las variables por táxones. Variables (Var): FRFL-ID: porcentaje de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje de flores abortadas por flor. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Var	Tx	Posición	N	Rango	Media \pm E.T.
FRFL-ID	ED	Basal	516	[0,00 - 100,00]	57,74 \pm 1,05
		Medio	516	[0,00 - 100,00]	56,62 \pm 1,02
		Apical	516	[0,00 - 100,00]	49,93 \pm 1,17
	EC	Basal	153	[17,39 - 93,33]	60,86 \pm 1,43
		Medio	153	[16,67 - 94,74]	61,98 \pm 1,46
		Apical	153	[5,56 - 100,00]	58,12 \pm 1,72
	EO	Basal	174	[0,00 - 100,00]	51,76 \pm 1,72
		Medio	174	[0,00 - 100,00]	53,82 \pm 1,74
		Apical	174	[0,00 - 100,00]	52,75 \pm 1,75
	EOS	Basal	66	[0,00 - 100,00]	46,79 \pm 3,03
		Medio	66	[0,00 - 100,00]	50,06 \pm 2,76
		Apical	66	[0,00 - 100,00]	53,44 \pm 3,43
SEOV-ID	ED	Basal	516	[0,00 - 75,00]	24,68 \pm 0,53
		Medio	516	[0,00 - 68,33]	25,69 \pm 0,54
		Apical	516	[0,00 - 71,88]	23,90 \pm 0,62
	EC	Basal	153	[4,35 - 42,31]	19,69 \pm 0,60
		Medio	153	[4,41 - 48,81]	20,58 \pm 0,61
		Apical	153	[2,08 - 40,22]	19,56 \pm 0,63
	EO	Basal	174	[0,00 - 41,67]	17,22 \pm 0,61
		Medio	174	[0,00 - 45,83]	18,24 \pm 0,66
		Apical	174	[0,00 - 54,17]	18,92 \pm 0,72
	EOS	Basal	66	[0,00 - 50,00]	17,22 \pm 1,29
		Medio	66	[0,00 - 36,11]	17,08 \pm 1,05
		Apical	66	[0,00 - 50,00]	18,76 \pm 1,37

Var	Tx	Posición	N	Rango	Media \pm E.T.
ABFL-ID	ED	Basal	516	[0,00 - 100,00]	19,66 \pm 0,81
		Medio	516	[0,00 - 100,00]	18,15 \pm 0,74
		Apical	516	[0,00 - 100,00]	23,84 \pm 0,93
	EC	Basal	153	[0,00 - 47,83]	6,35 \pm 0,79
		Medio	153	[0,00 - 61,11]	6,88 \pm 0,84
		Apical	153	[0,00 - 70,00]	6,23 \pm 0,86
	EO	Basal	174	[0,00 - 53,85]	3,93 \pm 0,63
		Medio	174	[0,00 - 55,00]	4,42 \pm 0,65
		Apical	174	[0,00 - 41,67]	4,39 \pm 0,62
	EOS	Basal	66	[0,00 - 66,67]	9,01 \pm 1,64
		Medio	66	[0,00 - 40,00]	6,70 \pm 1,27
		Apical	66	[0,00 - 46,15]	8,50 \pm 1,48

E. decaisnei

Con respecto al porcentaje de frutos por flor, se observa que las medias correspondientes a los cincinos basales ($57,7 \pm 1,05\%$) y medios ($56,6 \pm 1,02\%$) son similares entre sí, y superiores a la de los cincinos apicales ($49,9 \pm 1,17\%$). Las diferencias entre los cincinos basales y medios no son significativas, pero las encontradas entre estos dos grupos y el de los cincinos apicales sí presentan significación estadística (Prueba de Friedman: $\chi^2 = 39,26$; $N = 516$; g.l. = 2; $p < 0,001$) (tabla 6.4.34.).

Los cincinos del tramo medio son los que presentan una mayor producción media de semillas por óvulo ($25,7 \pm 0,54\%$). Les siguen, en este orden, los cincinos del tramo basal ($24,7 \pm 0,53\%$) y los apicales ($23,9 \pm 0,62\%$). Estas diferencias sólo son significativas entre los cincinos del tramo medio y los del tramo apical (Prueba de Friedman: $\chi^2 = 6,99$; $N = 516$; g.l. = 2; $p = 0,030$) (tabla 6.4.34.).

El mayor porcentaje de flores abortadas es, por término medio, el de los cincinos apicales ($23,8 \pm 0,93\%$), luego el de los cincinos basales ($19,7 \pm 0,81\%$) y, finalmente, el de los cincinos del tramo medio ($18,1 \pm 0,74\%$). Estas diferencias sólo son significativas entre los cincinos apicales y los otros dos grupos (Prueba de Friedman: $\chi^2 = 40,33$; $N = 516$; g.l. = 2; $p < 0,001$) (tabla 6.4.34.).

E. callithyrsum

La mayor producción media de frutos por flor es la de los cincinos del tramo medio ($62,0 \pm 1,46\%$). Le siguen la de los cincinos basales ($60,9 \pm 1,43\%$) y, finalmente, la de los cincinos apicales ($58,1 \pm 1,72\%$). En ningún caso estas diferencias son significativas (ANOVA: $F = 1,67$; g.l. = 2; $p = 0,190$).

Tabla 6.4.34. Contraste de las diferencias en la distribución de los recursos en la inflorescencia según la posición de los cincinos a lo largo del eje principal de ésta (Basal= en el primer tercio basal; Medio= en el tercio central; Apical= en el tercio apical) en *E. decaisnei*. Prueba no paramétrica de los rangos con signo de Wilcoxon para dos muestras relacionadas. Variables (Var): FRFL-ID: porcentaje de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje de flores abortadas por flor. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Variable	Muestras comparadas	Z	Sig.
<i>FRFL-ID</i>	basal- medio	-1,45	0,147
	basal- apical	-6,32	<0,001
	medio- apical	-5,82	<0,001
<i>SEOV-ID</i>	basal- medio	-1,65	0,100
	basal- apical	-1,13	0,257
	medio- apical	-3,07	0,002
<i>ABFL-ID</i>	basal- medio	-1,70	0,089
	basal- apical	-4,45	<0,001
	medio- apical	-6,23	<0,001

El mismo patrón se repite con respecto al porcentaje de semillas por óvulo: el mayor promedio es el de los cincinos del tramo medio ($20,6 \pm 0,61\%$) seguido, con valores similares entre sí, por el de los cincinos de los tramos basal ($19,7 \pm 0,60\%$) y apical ($19,6 \pm 0,63\%$). Tampoco en este caso las diferencias son significativas (ANOVA: $F = 0,82$; g.l. = 2; $p = 0,443$).

Al igual que en las anteriores variables, el porcentaje de abortos por flor es por término medio mayor en los cincinos del tramo medio ($6,88 \pm 0,84\%$), después en los del tramo basal ($6,35 \pm 0,79\%$) y, finalmente, en los del tramo apical ($6,23 \pm 0,86\%$). De nuevo estas diferencias no son significativas (Prueba de Friedman: $\chi^2 = 3,96$; $N = 153$; g.l. = 2; $p = 0,138$).

E. onosmifolium

La mayor producción media de frutos por flor es la de los cincinos del tramo medio medio ($53,8 \pm 1,74\%$), luego la de los cincinos apicales ($52,7 \pm 1,75\%$) y, finalmente, la de los cincinos basales ($51,8 \pm 1,72\%$). Estas diferencias no son significativas (ANOVA: $F = 0,35$; g.l. = 2; $p = 0,703$).

Por término medio la mayor producción de semillas por óvulo es la de los cincinos apicales ($18,9 \pm 0,72\%$), seguida por la de los cincinos del tramo medio ($18,2 \pm 0,66\%$) y, en último lugar, por la de los cincinos basales ($17,2 \pm 0,61\%$). Tampoco en este caso las diferencias son significativas (ANOVA: $F = 1,65$; g.l. = 2; $p = 0,193$).

La mayor proporción media de abortos por flor corresponde a los cincinos del tramo medio ($4,42 \pm 0,65\%$). Le siguen, en este orden, la de los cincinos apicales ($4,39 \pm 0,62\%$) y la de los cincinos basales ($3,93 \pm 0,63\%$). Estas diferencias no son significativas (Prueba de Friedman: $\chi^2 = 1,57$; $N = 174$; g.l. = 2; $p = 0,457$).

E. onosmifolium ssp. spectabile

Los cincinos apicales son los que presentan una mayor producción media de frutos por flor ($53,4 \pm 3,43\%$). Les siguen los del tramo medio ($50,1 \pm 2,76\%$) y los basales ($46,8 \pm 3,03\%$). Estas diferencias no son significativas (ANOVA: $F = 1,16$; g.l. = 2; $p = 0,316$).

El mayor promedio de producción de semillas por óvulo también corresponde a los cincinos apicales ($18,8 \pm 1,37\%$), seguidos por los cincinos basales ($17,2 \pm 1,29\%$) y los del tramo medio ($17,1 \pm 1,05\%$). Tampoco en este caso son significativas las diferencias observadas (Welch: $0,52$; g.l.1 = 2,00; g.l.2 = 128,17; $p = 0,594$).

Por último, el mayor porcentaje medio de abortos por flor corresponde a los cincinos basales ($9,01 \pm 1,64\%$), luego a los apicales ($8,50 \pm 1,48\%$) y, finalmente, a los cincinos del tramo medio ($6,70 \pm 1,27\%$). Estas diferencias tampoco son significativas (Prueba de Friedman: $\chi^2 = 1,08$; $N = 66$; g.l. = 2; $p = 0,584$).

6.4.12.2. Efecto de la posición de las flores en el cincino

Los estadísticos descriptivos de las diferentes variables pueden consultarse en la tabla 6.4.35.

E. decaisnei

Tanto el porcentaje de frutos por flor como el de semillas por óvulo presentan un promedio mayor en la mitad proximal (FRFL-ID: $64,4 \pm 0,78\%$; SEOV-ID: $28,8 \pm 0,42\%$) que en la distal (FRFL-ID: $45,9 \pm 0,77\%$; SEOV-ID: $21,1$

$\pm 0,42\%$). Estas diferencias son significativas en ambos casos (Wilcoxon: FRFL-ID: $Z = -18,62$; $p < 0,001$; SEOV-ID: $Z = -14,66$; $p < 0,001$).

Lo contrario sucede en el porcentaje de abortos por flor, cuya producción media es mayor en la mitad distal ($28,9 \pm 0,73\%$) que en la proximal ($11,5 \pm 0,50\%$). De nuevo estas diferencias son significativas (Wilcoxon: $Z = -19,43$; $p < 0,001$).

E. callithyrsum

Se repite exactamente el mismo patrón que en *E. decaisnei*: la producción media de frutos por flor y de semillas por óvulo de la mitad proximal (FRFL-ID: $72,0 \pm 0,87\%$; SEOV-ID: $25,1 \pm 0,42\%$) es significativamente mayor que la de la mitad distal (FRFL-ID: $49,0 \pm 0,92\%$; SEOV-ID: $14,9 \pm 0,31\%$) (Wilcoxon: FRFL-ID: $Z = -17,67$; $p < 0,001$; SEOV-ID: $Z = -18,76$; $p < 0,001$) y, por otro lado, el porcentaje de flores abortadas por flor es significativamente mayor en la mitad distal ($7,49 \pm 0,52\%$) que en la proximal ($5,38 \pm 0,44\%$) (Wilcoxon: $Z = -3,33$; $p = 0,001$).

E. onosmifolium

Se vuelve a repetir el patrón encontrado en los anteriores táxones: en la mitad proximal tanto el porcentaje de frutos por flor ($60,2 \pm 1,01\%$) como el de semillas por óvulo ($21,5 \pm 0,43\%$) son mayores que en la mitad distal (FRFL-ID: $45,6 \pm 0,96\%$; SEOV-ID: $14,9 \pm 0,36\%$), mientras que el porcentaje de flores abortadas por flor es mayor en la mitad distal ($4,32 \pm 0,41\%$) que en la proximal ($3,99 \pm 0,39\%$). En este caso, sin embargo, las diferencias son significativas en el caso del porcentaje de frutos por flor (Wilcoxon: $Z = -11,85$; $p < 0,001$)

y de semillas por óvulo (Wilcoxon: $Z = -12,83$; $p < 0,001$), pero no en el del porcentaje de flores abortadas por flor (Wilcoxon: $Z = -0,44$; $p = 0,559$).

E. onosmifolium ssp. spectabile

De nuevo volvemos a encontrar el mismo patrón que en los restantes táxones: en la mitad proximal de los cincinos se produce un porcentaje significativamente mayor de frutos por flor ($57,6 \pm 1,69\%$) y de semillas por óvulo ($20,3 \pm 0,69\%$) que en la mitad distal (FRFL-ID: $35,1 \pm 2,19\%$; SEOV-ID: $12,1 \pm 0,83\%$) (Wilcoxon: FRFL-ID: $Z = -8,96$; $p < 0,001$; SEOV-ID: $Z = -8,94$; $p < 0,001$), mientras que la producción media de abortos por flor es significativamente mayor en la mitad distal ($25,2 \pm 2,10\%$) que en la proximal ($1,10 \pm 0,42\%$) (Wilcoxon: $Z = -9,28$; $p < 0,001$).

6.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN

6.5.1. OFERTA FLORAL

Los tajinastes son popularmente conocidos por sus impresionantes despliegues florales (figura 6.1.1.). En el caso de las especies que nos ocupan este enorme esfuerzo reproductivo se debe, por un lado, a que producen un elevado número de flores por inflorescencia y, por otro, a que desarrollan un alto número de inflorescencias por individuo. Hasta donde sabemos, dentro del grupo de las especies leñosas del género *Echium* sólo existe un estudio anterior a éste en el que se cuantifiquen algunos aspectos de la oferta floral. Se trata del trabajo realizado por DUPONT *et al.*, 2004 en *E. wildpretii*, especie cuyo hábito corresponde a una roseta monocárpica. Por lo tanto, nuestro trabajo es el primero en

Tabla 6.4.35. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan la distribución de los recursos en la inflorescencia según la posición de las flores en el cincino, por táxones (Proximal= flores situadas en la mitad proximal del cincino; Distal= flores situadas en la mitad distal). Variables (Var): FRFL-ID: porcentaje de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje de flores abortadas por flor. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Var	Tx	Posición	N	Rango	Media ± E.T.
FRFL-ID	ED	Proximal	1547	[0,00 - 100,00]	64,38 ± 0,78
		Distal	1547	[0,00 - 100,00]	45,93 ± 0,77
	EC	Proximal	915	[0,00 - 100,00]	71,96 ± 0,87
		Distal	914	[0,00 - 100,00]	49,00 ± 0,92
	EO	Proximal	1044	[0,00 - 100,00]	60,23 ± 1,01
		Distal	1041	[0,00 - 100,00]	45,64 ± 0,96
	EOS	Proximal	396	[0,00 - 100,00]	57,63 ± 1,69
		Distal	260	[0,00 - 100,00]	35,12 ± 2,19
SEOV-ID	ED	Proximal	1547	[0,00 - 90,00]	28,81 ± 0,42
		Distal	1547	[0,00 - 100,00]	21,12 ± 0,42
	EC	Proximal	915	[0,00 - 87,50]	25,11 ± 0,42
		Distal	914	[0,00 - 58,33]	14,93 ± 0,31
	EO	Proximal	1044	[0,00 - 75,00]	21,51 ± 0,43
		Distal	1041	[0,00 - 75,00]	14,89 ± 0,36
	EOS	Proximal	396	[0,00 - 75,00]	20,32 ± 0,69
		Distal	260	[0,00 - 75,00]	12,12 ± 0,83
ABFL-ID	ED	Proximal	1547	[0,00 - 100,00]	11,53 ± 0,50
		Distal	1547	[0,00 - 100,00]	28,91 ± 0,73
	EC	Proximal	915	[0,00 - 100,00]	5,38 ± 0,44
		Distal	914	[0,00 - 100,00]	7,49 ± 0,52
	EO	Proximal	1044	[0,00 - 100,00]	3,99 ± 0,39
		Distal	1041	[0,00 - 100,00]	4,32 ± 0,41
	EOS	Proximal	396	[0,00 - 100,00]	1,10 ± 0,42
		Distal	260	[0,00 - 100,00]	25,23 ± 2,10

cuantificar caracteres relativos a la oferta floral en los táxones arbustivos del género.

Como hemos explicado en la introducción, la oferta floral en sus dos componentes, productivo y estructural, es un factor de la máxima importancia reproductiva. Los resultados demuestran que cada uno de los táxones se identifica y diferencia del resto en virtud de una combinación de las componentes productiva y estructural de la oferta floral, tanto a nivel de inflorescencia como de individuo. A continuación se describirán las principales diferencias encontradas entre *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (figuras 6.5.1 y 6.5.2.).

6.5.1.1. Esfuerzo reproductivo por inflorescencia

Aunque, como acabamos de comentar, una característica común a todos ellos es que los cuatro realizan un gran esfuerzo reproductivo por inflorescencia, los tres táxones de la sección *Virescentia* se diferencian de *E. decaisnei* por realizar un esfuerzo significativamente mayor. Esto se debe a que desarrollan no sólo un mayor número de cincinos por inflorescencia, sino también a que producen un mayor número de flores por cincino y, consecuentemente, un mayor número de flores por inflorescencia (entre 1,5 y 2,7 veces según el taxon con el que se compare).

A su vez, dentro del grupo *Virescentia*, *E. callithyrsum* se diferencia de las dos subespecies de *E. onosmifolium* porque su esfuerzo reproductivo por inflorescencia es significativamente mayor. Al igual que en el caso anterior, ello se debe a que produce un número significativamente mayor de cincinos por inflorescencia, de flores por cincino y, por lo tanto, de flores por inflorescencia (1,6 veces más que *E. onosmifolium* y 1,8 veces más que *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*).

Por su parte, aunque las dos subespecies de *E. onosmifolium* desarrollan un esfuerzo reproductivo por inflorescencia similar, se han observado ciertas diferencias con respecto a la estructura espacial de dicha producción. En concreto, el número de cincinos por inflorescencia de *E. onosmifolium* es significativamente mayor que el de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, mientras que en esta subespecie el número de flores por cincino es algo mayor que el de la primera.

6.5.1.2. Esfuerzo reproductivo total

Al igual que en el caso anterior, aunque en los cuatro táxones la producción total de flores por individuo es muy elevada, existen una serie de diferencias que permiten diferenciar a *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* entre sí. Son las siguientes:

- *E. decaisnei* se diferencia significativamente de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* porque produce un número significativamente menor de flores por individuo. Con respecto al primero de ellos, esto se debe a que aunque *E. decaisnei* desarrolla un número significativamente mayor de inflorescencias por individuo, esta producción no alcanza para compensar la mayor producción de flores por inflorescencia de *E. callithyrsum*. Por otro lado, el menor esfuerzo reproductivo por individuo de *E. decaisnei* en relación a *E. onosmifolium* se debe a que produce un número significativamente menor tanto de flores por inflorescencia como de inflorescencias por individuo.

- *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* producen un número similar de flores por individuo. Sin embargo, estructuralmente *E. decaisnei* desarrolla un número significativamente mayor de inflorescencias y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* un número significativamente mayor de flores por inflorescencia. A nivel de

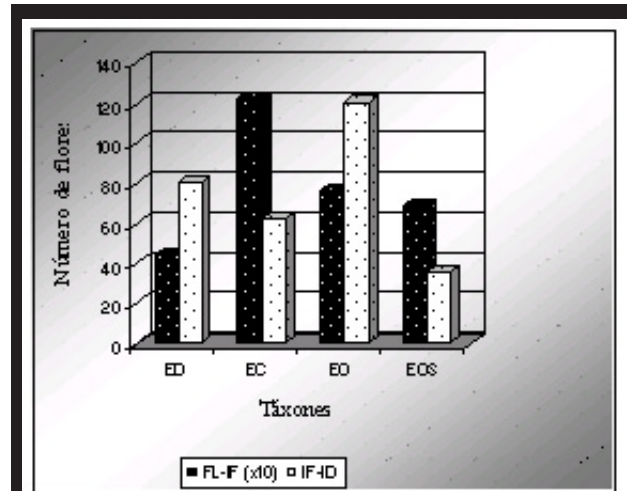


Figura 6.5.1. Promedio de flores producidas por inflorescencia (FL-IF) e individuo (IF-ID). Táxones: ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

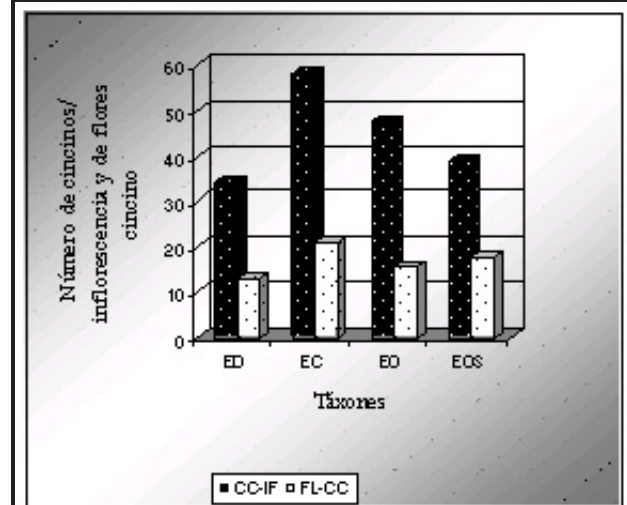


Figura 6.5.2. Promedio de cincinos producidos por inflorescencia (CC-IF) y de flores producidas por cincino (FL-CC). Táxones: ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

individuo esto compensa las diferencias y se traduce en un esfuerzo reproductivo por individuo similar en ambos táxones.

- *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* desarrollan un esfuerzo reproductivo similar a nivel de individuo, pero ambos mantienen importantes discrepancias en la manera de estructurar esta oferta. Concretamente, *E. callithyrsum* produce un número significativamente mayor de flores por inflorescencia, mientras que *E. onosmifolium* desarrolla un número significativamente mayor de inflorescencias por individuo. A nivel de individuo estas diferencias se compensan, lo que de nuevo se traduce en un esfuerzo reproductivo similar en ambos táxones.

- *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* difieren claramente en el esfuerzo reproductivo que realiza cada uno de ellos, pues el primero produce un número significativamente mayor tanto de flores por inflorescencia como de inflorescencias por individuo y, por lo tanto, de flores por individuo.

- *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se diferencian claramente en su esfuerzo reproductivo por individuo porque si bien desarrollan un número similar de flores por inflorescencia, *E. onosmifolium* produce un número significativamente mayor de inflorescencias por individuo y, por lo tanto, una cantidad significativamente mayor de flores por individuo.

6.5.1.3. Relaciones entre el tamaño de los individuos y su esfuerzo reproductivo

Al igual que en otros táxones herbáceos del género (KLINKHAMER & DE JONG, 1990; KLINKHAMER *et al.*, 1994b) y de la familia (ANDERSON, 1988) en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* se observa que el tamaño del individuo mantiene una relación linealmente proporcional con el número de inflorescencias producidas y, por lo tanto, con el esfuerzo reproduc-

tivo total. De todos ellos sólo en *E. decaisnei* se ha encontrado una relación similar entre el tamaño del individuo y el número de flores por inflorescencia.

En general, el número de flores por inflorescencia es un carácter que tiene importantes consecuencias sobre el tipo de cruzamiento (ver Capítulo 5, apartados 5.1. y 5.5.; ver también el último epígrafe del apartado 6.5.2.a.), por lo que es de esperar que se mantenga relativamente estable. En general, cuanto mayor es el despliegue floral en una misma inflorescencia, mayor es la tasa de geitonogamia lo que, en el caso de los táxones que nos ocupan, conlleva importantes desventajas reproductivas (ver Capítulo 5, apartado 5.5.). El aumento del número de inflorescencias por individuo también puede producir un aumento de la tasa de geitonogamia, pero su incidencia es menor y está muy condicionada por diversos factores del entorno (BURDON, 1988). En este sentido resulta lógico que los incrementos en la oferta floral en estos táxones sucedan principalmente a través del aumento de inflorescencias por individuo, más que del de flores por inflorescencia. Porqué en *E. decaisnei*, a diferencia del resto de los táxones, el aumento en el tamaño de los individuos también se relaciona positivamente con el del número de flores por inflorescencia podría tener varias explicaciones (p.e. que la incidencia de los aumentos en el despliegue floral sobre la tasa de geitonogamia se vean contrarrestados por el efecto de la heterocromía floral fenológica -Capítulo 4, apartados 4.5.5. y 4.5.6.-). Pero, en cualquier caso, para responder a esta pregunta serían necesarios estudios específicos.

6.5.1.4. Diferencias en la oferta floral entre individuos hermafroditas y femeninos

En relación con la oferta floral de la inflorescencia, la única diferencia significativa es la relativa al número de flores por cincino entre los individuos hermafroditas y femeninos de *E. decaisnei* (mayor en el segundo caso). Con respec-

to a la oferta floral del individuo, tanto en *E. decaisnei* como en *E. callithyrsum*, la producción de inflorescencias por individuo es significativamente mayor en los individuos hermafroditas que en los femeninos. Sin embargo, la producción total de flores por individuo sólo mantiene diferencias significativas entre individuos hermafroditas y femeninos en *E. callithyrsum* (mayor en los primeros). En ningún caso las diferencias observadas en cualquiera de las dos subespecies de *E. onosmifolium* fueron significativas.

Estudios previos muestran que tanto en especies ginodióicas como dióicas parece que existe una tendencia hacia una mayor producción de inflorescencias por individuo, de flores por inflorescencia y de flores por individuo en los individuos machos/ hermafroditas (ver LLOYD & WEBB, 1977, RICHARDS, 1997) que en los femeninos. Según BAWA (1980), este fenómeno podría ser consecuencia de diferentes estrategias de optimización de la función masculina (p.e. alargamiento del período y/o la superficie de presentación del polen, para favorecer un aumento del número de visitas florales en las que puede ser retirado el polen, como incremento de la señal atractiva, etc...).

Hemos comprobado que en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* el fomento de las flores como donantes de polen supone una sustancial mejora de su potencial reproductivo y que, de hecho, todas ellas cuentan con distintos mecanismos de promoción de la alogamia que favorecen especialmente la exportación del polen (ver Capítulo 5, apartado 5.5.). En este sentido, es posible que el mayor esfuerzo reproductivo de los individuos hermafroditas en *E. decaisnei* y *E. callithyrsum* forme parte de este conjunto de estrategias de promoción de la alogamia a través de la función masculina. Es un resultado que además está en la línea de los obtenidos en los estudios sobre la biología floral y los sistemas de cruzamiento de estas especies, en los que se encontraron diferentes indicios de que, de los cuatro táxones analizados, *E. decaisnei* y *E. callithyrsum* son los que realizan los mayores esfuerzos de promo-

ción de la alogamia (ver Capítulo 4, apartados 4.5.3., 4.5.4. y 4.5.5.; Capítulo 5, apartado 5.5.).

Otra posibilidad que podría explicar este resultado es que si el potencial adaptativo de la progenie se ve suficientemente incrementado (en cuanto a fecundidad, niveles de producción, germinación o establecimiento de las plántulas) por la inversión de un mayor nivel de recursos en el desarrollo de cada uno de los cigotos, semillas o frutos, las hembras pueden optar por una estrategia de redistribución de los recursos hacia estas funciones a costa de una disminución en la producción floral (LLOYD & WEBB, 1977; BAWA, 1980). Esta hipótesis se discute en el apartado 6.5.2.7.

No obstante, en el caso de los táxones que nos ocupan existe una tercera explicación, no excluyente: que sea consecuencia del mayor tamaño de los individuos hermafroditas. Tanto en *E. decaisnei* como en *E. callithyrsum*, los individuos hermafroditas tienen un tamaño significativamente mayor que los femeninos. Como hemos comprobado (apartado 6.4.11.1.), dicho carácter presenta una correlación significativa con el número de inflorescencias, variable que a su vez determina el esfuerzo reproductivo total del individuo. Este resultado vendría a confirmar las observaciones realizadas por SCHEMSKE (1980) (ver también CHARLESWORTH, 1989) en relación a que la producción floral esté limitada por el tamaño de la planta, lo que a su vez podría verse determinado por el hábitat, la edad, o, en este caso, el sexo de los individuos.

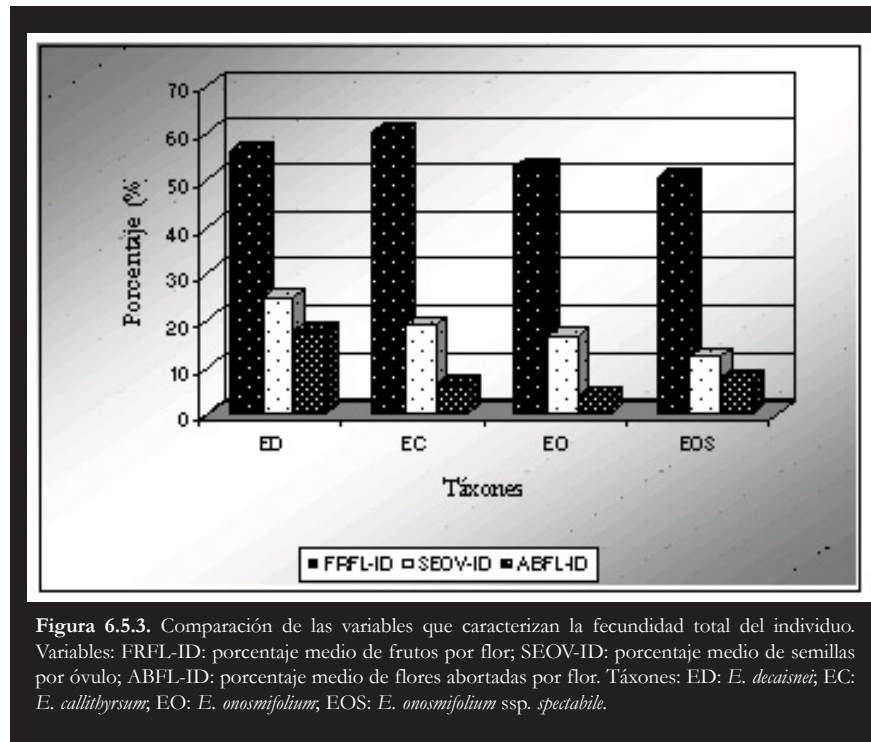


Figura 6.5.3. Comparación de las variables que caracterizan la fecundidad total del individuo. Variables: FRFL-ID: porcentaje medio de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje medio de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje medio de flores abortadas por flor. Táxones: ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

6.5.2. ÉXITO REPRODUCTIVO

6.5.2.1. Fecundidad relativa

Producción de frutos por flor y de semillas por óvulo

La producción media de frutos por flor es similar en los cuatro táxones. De acuerdo con los resultados obtenidos, dicha producción oscila en valores comprendidos entre el 50 y el 60% (figura 6.5.3.), lo que significa que entre el 40 y el 50% de las flores no llegan a transformarse en frutos. Como veremos más adelante, la diferencia entre la cantidad de óvulos producidos y la de semillas desarrolladas es aún mayor. Son muchas las especies, como las que nos ocupan, en las que la producción de flores/ óvulos supera con creces a la de frutos/ semillas maduros (STEPHENSON, 1981; WYATT, 1982; CHARLES-WORTH, 1989 y 2002). Para explicar este fenómeno de “sobreproducción floral” se han esgrimido diversos motivos no excluyentes, entre otros (SUTHERLAND, 1986):

- 1- La existencia de una limitación en el aporte de polen, de manera que no alcance para fecundar todas las flores y/o todos los óvulos (CHARLES-WORTH, 1989; KAYE, 1999; ARISTA *et al.*, 1999). Aunque la información disponible no es suficiente para confirmar o refutar esta hipótesis, a la luz de los resultados obtenidos mediante los experimentos de polinización manual la falta de polen no parece ser uno de los principales factores causantes de la baja producción de frutos por flor (Capítulo 5, apartado 5.5.).
- 2- La existencia de una limitación en el aporte de polen adecuado (NAVARRO *et al.*, 1993; BURD, 1994; FINER & MORGAN, 2003). En el capítulo anterior (apartado 5.5.) hemos podido comprobar cómo a pesar de los mecanismos de prevención de la autogamia con que cuentan *E. decais-*

nei, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, el gran despliegue floral de las inflorescencias y el hecho de que simultáneamente se encuentren abiertas varias flores en distinto estadio fenológico, probablemente tenga como consecuencia que una buena parte de los cruza-mientos sean de naturaleza geitonógama. Asimismo, hemos visto que en estas especies existe un cierto grado de auto-incompatibilidad y/o depre-sión por endogamia tempranas. Por lo tanto, es posible que aunque no exista una limitación en el aporte de polen, buena parte de ese polen sea propio y, consecuentemente, pueda no reunir las condiciones necesarias para realizar la fecundación y/o el desarrollo de los embriones con éxito.

- 3- La posibilidad de que estas especies soporten cargas genéticas, como con-secuencia de las cuales los cigotos aborten en las etapas tempranas del desarrollo. Se trata de una hipótesis que ha sido confirmada en el caso de *E. decaisnei* y que no se descarta en *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onos-mifolium* ssp. *spectabile*, aunque de momento se carecen de pruebas sufi-cientes para comprobarlo (ver Capítulo 5 apartado 5.5.).
- 4- La existencia de una limitación en la cantidad de recursos disponibles para el desarrollo de los cigotos, las semillas o los frutos (WILLSON & PRICE, 1977; STEPHENSON, 1979 y 1981; WYATT, 1982; CHAR-LESWORTH, 1989; ARISTA *et al.*, 1999; KAYE, 1999; TORRES & GALETTO, 1999; DE GÓMEZ & ZAMORA, 2003; DE LA BANDE-RA & TRAVESET, 2005). Si se comparan los porcentajes de frutos por flor obtenidos en el conjunto de las poblaciones naturales, con los correspondientes a los tratamientos *control* de los experimentos de poli-nización manual (Capítulo 5, apartado 5.4.2.), se comprueba que en el caso de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la producción de frutos por flor en éstos últimos es mayor. A diferencia de las plantas que viven en poblaciones naturales, las empleadas para los experimentos de polini-zación manual se mantenían en condiciones óptimas para su desarrollo

(bien regadas, abonadas y desparasitadas). Por lo tanto, es posible que la menor tasa de producción de frutos por flor de las primeras se deba a una limitación de los recursos. En este sentido cabe señalar que de los tres táxones incluidos en los experimentos de polinización manual, *E. decaisnei*, que es precisamente el que habita en los ambientes más pobres y xéricos, es en el que estas diferencias son mayores. En concreto, en esta especie la producción de frutos por flor de los tratamientos *control* es un 16% mayor que la de las poblaciones naturales. En el caso de *E. callithyr-sum* esta hipótesis carece sin embargo de pruebas que la apoyen, pues la producción de frutos por flor es un 11% mayor en las poblaciones natu-rales que en los tratamientos *control*. No obstante este resultado también podría deberse a otros factores, por lo que preferimos no pronunciarnos al respecto.

- 5- Que sea consecuencia de una alta tasa de predación de las flores/ frutos (ARISTA *et al.*, 1999; KAYE, 1999; CUNNINGHAM, 2000). Según nuestras observaciones muchas de las flores que no consiguen comple-tar su desarrollo se encuentran parasitadas por pequeños gusanos y/o escarabajos no identificados. Serían necesarios estudios adicionales para cuantificar la incidencia de este fenómeno sobre el éxito reproductivo.
- 6- Que sea una estrategia para incrementar el potencial reproductivo a tra-vés de la promoción de la alogamia a través de la función masculina mediante el incremento de la señal de atracción para los polinizadores (“estrategia de donante de polen” –JANZEN, 1977-). Es decir, que en estas especies la alta producción floral responda a un especial esfuerzo por mejorar la función masculina. Esta hipótesis tiene un especial interés pues, como ya hemos explicado en diversas ocasiones (ver apartado anterior y Capítulo 5, apartado 5.5.) son varias las ventajas reproductivas que estas especies pueden obtener mediante ambos sistemas (JANZEN, 1977; WILLSON & PRICE, 1977; STEPHENSON, 1979; TORRES &

GALETTTO, 1999). No obstante, debido a la relación que existe entre el incremento de la producción floral de la inflorescencia y el número de cruces geitonógamos (Capítulo 5, apartado 5.1.), es preciso considerar esta hipótesis conjuntamente con la expuesta en el punto dos (ver más adelante, apartado 6.5.2.2.).

- 7- Que se trate de una estrategia frente a las fluctuaciones en la disponibilidad de polinizadores, bien como “reserva” en los años en los que estos sean escasos, bien como una manera de aprovechar al máximo aquéllos en los que la cantidad de polinizadores sea inusualmente favorable (STEPHENSON, 1979 y 1981; 1982; GUITIÁN, 1993).
- 8- Que sirva como una “reserva de ovarios” para aquéllos casos en los que pueda suceder una mortalidad impredecible de flores (GUITIÁN *et al.*, 1996).
- 9- Que la existencia de un exceso de flores permita abortar selectivamente los frutos de peor calidad (STEPHENSON, 1981; STEPHENSON & BERTIN, 1983; GUITIÁN, 1993) y/o aquéllos que contienen un menor porcentaje de óvulos fertilizados (LEE & BAZZAZ, 1982).

En relación con la producción de semillas por óvulo nuestros resultados muestran la existencia de diferencias significativas entre táxones. Por término medio dicha producción oscila entre el 25% de *E. decaisnei* y el 12,3% de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estos resultados coinciden con los rangos de producción de semillas por óvulo encontrados en varias especies herbáceas de género, así como en diferentes miembros de la familia. En todos ellos, de los cuatro óvulos de la flor raramente llegan a desarrollarse más de una o dos semillas (ORNDUFF, 1976; CASPER & WIENS, 1981; NICHOLLS, 1987; ANDERSON, 1988; BURDON *et al.*, 1988; DE JONG & KLINKHAMER, 1989; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; KLINKHAMER *et al.*, 1994b; PUTER-

BAUGH *et al.*, 1997; MELSER & KLINKHAMER, 2001; ZOLLER *et al.*, 2002; CALVIÑO & GALETTTO, 2003, etc...). Sin embargo, son muy inferiores a los obtenidos por BRAMWELL (1971) en otras especies leñosas del género (71- 83% en *E. giganteum*, 51- 86% en *E. breviflorum*) y también a los calculados por WIENS (1984) para las especies de angiospermas perennes leñosas (32,7%).

Al comparar los resultados correspondientes a la producción de frutos por flor y de semillas por óvulo entre los cuatro táxones estudiados se comprueba que, dado que las diferencias observadas en la producción de frutos por flor no son significativas, el punto crítico que determina sus diferencias respecto a la fecundidad relativa es el porcentaje de semillas que se desarrollan por óvulo. ¿Qué motivos pueden explicarlo?

En los cuatro táxones se observa una importante reducción de la fecundidad relativa medida en términos de semillas por óvulo, con respecto a la fecundidad medida en términos de frutos por flor. Dicha reducción es del 55,6% en *E. decaisnei*, del 68,4% en *E. callithyrsus*, del 68,8% en *E. onosmifolium* y del 75,5% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Coincidiendo con los resultados obtenidos en los experimentos de polinización manual, se ha comprobado que en las poblaciones naturales de *E. callithyrsus* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la producción de núculas por fruto tampoco es aleatoria sino que, en ambos casos, el número de frutos con una núcula es significativamente mayor que el esperado por azar mientras que existe un déficit significativo de frutos que desarrollan dos o más núculas. Además, se ha encontrado un resultado similar para el tercero de los táxones de la sección *Virescentia*, *E. onosmifolium*. Con respecto a *E. decaisnei*, a diferencia de los resultados obtenidos en los cruzamientos artificiales, en el caso de las poblaciones naturales sí se ha encontrado que la producción de núculas por fruto no es aleatoria. En este caso, los resultados indican la existencia de un exceso significativo de frutos con una y dos núculas, con respecto a lo que sería esperable por azar.

Estos resultados refuerzan la hipótesis a favor de la existencia de patrones fijos de aborción de óvulos/ cigotos propios de cada taxon (ver Capítulo 5, apartado 5.5.; WIENS, 1984). Se trata de valores muy elevados, que coinciden con la reducción observada de la fecundidad entre la producción de frutos por flor y la de semillas por óvulo. A la vista de lo expuesto, es preciso considerar la posibilidad de que uno de los principales factores determinantes de la fecundidad de estas especies en términos de su producción de semillas por óvulo, sea la existencia de dichos patrones. Una baja producción de semillas por óvulo permitiría a su vez liberar recursos que podrían ser empleados para producir más flores, aumentando así el potencial reproductivo de la función masculina y/o seleccionar a la vez los embriones de mejor calidad (CASPER, 1984; ver más arriba el punto 6). No obstante, sería necesario comprobar estas últimas hipótesis.

Porcentaje de flores abortadas por flor

Los niveles de aborción de frutos por flor encontrados en las cuatro especies son elevados. Destaca especialmente la tasa de aborción de *E. decaisnei*, cuyo promedio (17,4%) es significativamente mayor que el de los táxones de *Virescentia* (entre un 4,3% y un 7,9%). Aunque de nuevo nos encontramos con una ausencia de antecedentes en el género, también son muchas las especies en las que la “sobreproducción floral” parece estar íntimamente ligada con unos elevados índices de aborción de flores y frutos maduros (WILLSON & PRICE, 1977; STEPHENSON, 1981; WYATT, 1982; KLINKHAMER & DE JONG, 1987; CHARLESWORTH, 1989; DE JONG & KLINKHAMER, 1989; GUTTIÁN, 1993; ARISTA *et al.*, 1999; KAYE, 1999; TORRES & GALETTO, 1999). En estos casos, la aborción se puede considerar como la otra cara de la moneda de los grandes despliegues florales y, por lo tanto, determinada por las mismas presiones selectivas (FINER & MORGAN, 2003) pero, además, la

aborción de flores y frutos proporciona un cierto grado de control sobre el número y calidad de la progenie (STEPHENSON, 1981; STEPHENSON & BERTIN, 1983).

Relaciones entre la fecundidad relativa, el tamaño de los individuos, el tamaño y densidad de los cincinos por inflorescencia y el esfuerzo reproductivo

Los resultados del estudio de correlación señalan que la fecundidad relativa en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* no depende tanto del esfuerzo reproductivo por individuo (número total de flores), sino de la manera en que éste se estructura en el espacio y, concretamente, en la inflorescencia. Así:

- 1- En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* no se ha encontrado ninguna correlación significativa entre el tamaño de los individuos y su fecundidad relativa. Este resultado coincide con el obtenido en estudios previos llevados a cabo en el taxon herbáceo *E. vulgare* (KLINKHAMER *et al.*, 1997). Por el contrario, en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se ha detectado una correlación significativa entre el tamaño de los individuos y su producción de frutos por flor. Al igual que en ésta, y más aún, en otras especies el tamaño de los individuos está íntimamente relacionado con la fecundidad. Por ejemplo, en el caso *Epilobium dodonaei* y *Epilobium fleischeri* (STÖCKLIN & FAVRE, 1994) el tamaño del individuo afecta a casi todos los componentes reproductivos. En concreto, en ambas especies el mayor tamaño de los individuos provoca un incremento en el número de semillas, de frutos y de botones florales por rama, así como de semillas y óvulos por fruto y una disminución en la tasa de abortos de botones florales y semillas.

2- No se ha encontrado ninguna correlación significativa entre la oferta floral del individuo (IF-ID, FL-ID) y la fecundidad relativa en términos de producción de frutos por flor y de semillas por óvulo, aunque en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* existe una correlación significativa entre el número de inflorescencias por individuo y la proporción de flores abortadas por flor (positiva en el primer caso y negativa en el segundo).

3- Sólo las variables de la oferta floral de la inflorescencia mantienen en los cuatro táxones correlaciones significativas con la fecundidad relativa. Sin embargo, la naturaleza de esta relación es diferente en cada taxon. Concretamente:

- En *E. decaisnei* los incrementos de la oferta floral en la inflorescencia no se traducen en una mejora de la producción de frutos por flor ni de la de semillas por óvulo, pero sí en una disminución significativa en el porcentaje de flores abortadas por flor. Igualmente, en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, aunque las inflorescencias de mayor tamaño no disfrutan de una mayor fecundidad relativa, tienen un menor porcentaje de abortos florales.
- En *E. callithyrsum* los incrementos de la producción floral en la inflorescencia tienen efectos antagónicos sobre la fecundidad relativa: por una parte mejoran la tasa de producción de frutos por flor, pero por otra reducen la tasa de producción de semillas por óvulo, no habiéndose observado cambios significativos en la tasa relativa de abortación de flores.
- En *E. onosmifolium* tiene lugar una mayor producción de semillas por óvulo, pero también aumenta la proporción de flores abortadas por flor.

Los únicos antecedentes de los que tenemos conocimiento sobre la relación entre el éxito reproductivo y la oferta floral de las inflorescencias en especies leñosas del género *Echium*, corresponden al estudio realizado por DUPONT *et al.* (2004b) en *E. wildpretii*. En este caso, los autores comprobaron una correlación positiva entre el tamaño de los individuos y la producción de semillas por fruto. Dado el carácter de roseta monocárpica de esta especie, el tamaño del individuo es prácticamente igual al de la inflorescencia y, por lo tanto, estos resultados se pueden interpretar como una correlación positiva entre ésta y la fecundidad relativa.

6.5.2.2. Efectos de la posición de las flores en la inflorescencia sobre la fecundidad relativa

De los cuatro táxones analizados, *E. decaisnei* es el único en el que la posición de los cincinos a lo largo del eje principal de la inflorescencia influye significativamente sobre la fecundidad relativa de los frutos (figuras 6.5.5. a 6.5.8.). De acuerdo con nuestros resultados se puede afirmar que en las inflorescencias de esta especie existen dos regiones con respecto a la fecundidad relativa: los dos primeros tercios basales, donde se alcanzan los mayores niveles de producción de frutos por flor y de semillas por óvulo, y el tercio apical, donde estos niveles no sólo son mucho menores, sino que además es donde se localiza la mayor tasa de abortación floral. Sin embargo, en las cuatro especies estudiadas la fecundidad relativa de las flores se ve condicionada de manera significativa por la posición que ocupan en el cincino (figuras 6.5.9 a 6.5.12.). Por una parte, las flores situadas en la mitad proximal tienen una fecundidad relativa (en términos de frutos por flor y de semillas por óvulo) significativamente mayor que las de la mitad distal. Pero, además, su tasa relativa de abortación floral es significativamente menor.

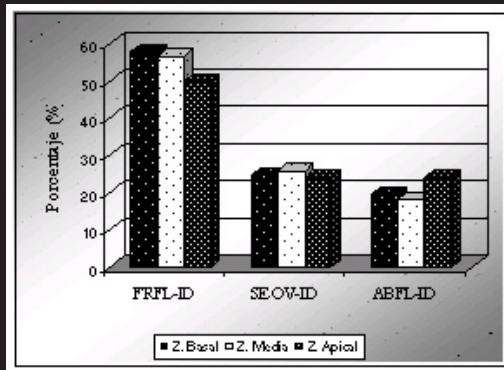


Figura 6.5.5. Efecto de la posición de los cincinos a lo largo del eje principal de la inflorescencia sobre las variables que caracterizan la fecundidad relativa, en *E. decaisnei*. Variables: FRFL-ID: porcentaje medio de producción de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje medio de producción de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje medio de producción de abortos por flor.

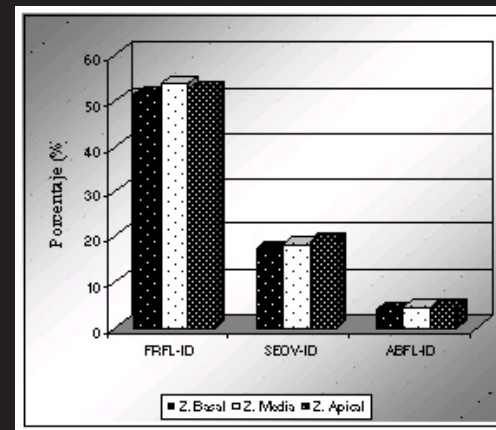


Figura 6.5.7. Efecto de la posición de los cincinos a lo largo del eje principal de la inflorescencia sobre las variables que caracterizan la fecundidad relativa, en *E. onosmifolium*. Variables: FRFL-ID: porcentaje medio de producción de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje medio de producción de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje medio de producción de abortos por flor.

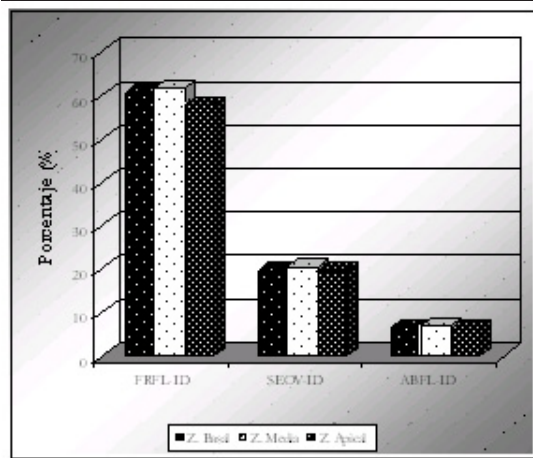


Figura 6.5.6. Efecto de la posición de los cincinos a lo largo del eje principal de la inflorescencia sobre las variables que caracterizan la fecundidad relativa, en *E. callithyrsum*. Variables: FRFL-ID: porcentaje medio de producción de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje medio de producción de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje medio de producción de abortos por flor.

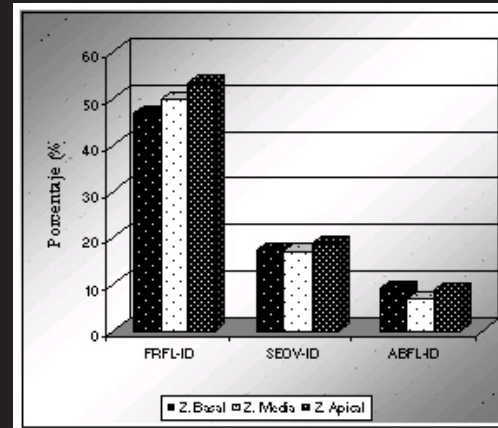
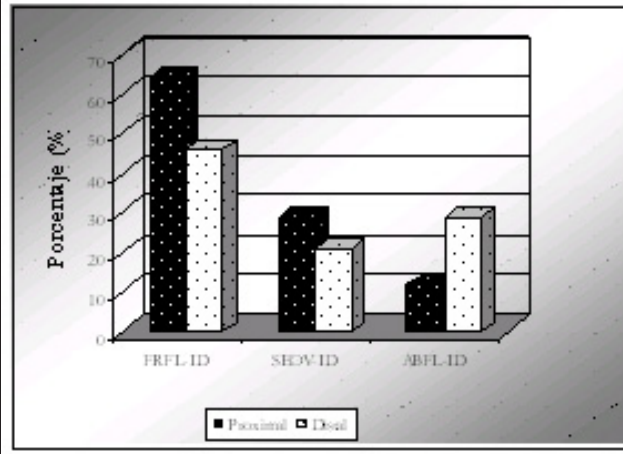
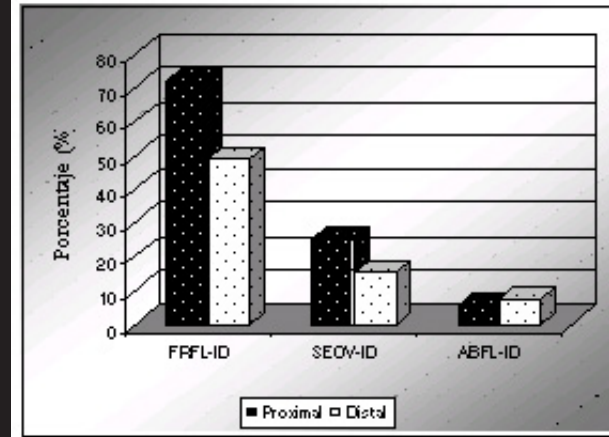


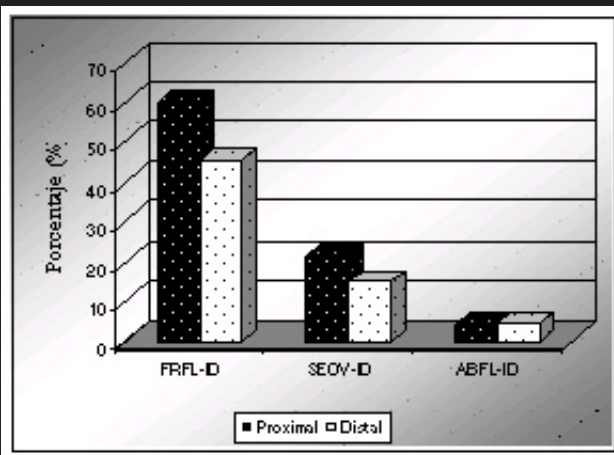
Figura 6.5.8. Efecto de la posición de los cincinos a lo largo del eje principal de la inflorescencia sobre las variables que caracterizan la fecundidad relativa, en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Variables: FRFL-ID: porcentaje medio de producción de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje medio de producción de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje medio de producción de abortos por flor.



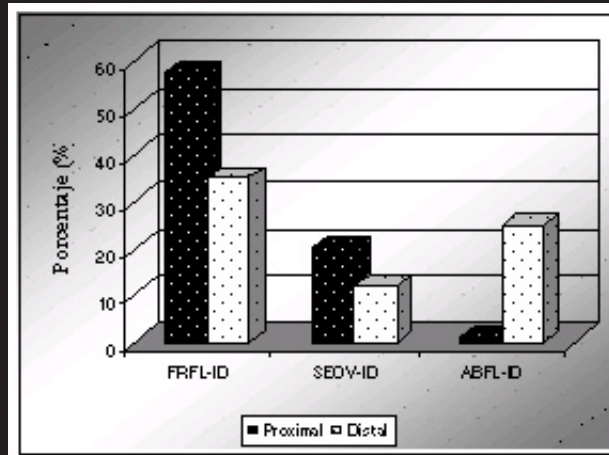
Figuras 6.5.9. Efecto de la posición de las flores en el cincino sobre las variables que caracterizan la fecundidad relativa, en *E. decaisnei*. Variables: FRFL-ID: porcentaje medio de producción de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje medio de producción de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje medio de producción de abortos por flor.



Figuras 6.5.10. Efecto de la posición de las flores en el cincino sobre las variables que caracterizan la fecundidad relativa, en *E. callithyrum*. Variables: FRFL-ID: porcentaje medio de producción de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje medio de producción de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje medio de producción de abortos por flor.



Figuras 6.5.11. Efecto de la posición de las flores en el cincino sobre las variables que caracterizan la fecundidad relativa, en *E. onosmifolium*. Variables: FRFL-ID: porcentaje medio de producción de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje medio de producción de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje medio de producción de abortos por flor.



Figuras 6.5.12. Efecto de la posición de las flores en el cincino sobre las variables que caracterizan la fecundidad relativa, en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Variables: FRFL-ID: porcentaje medio de producción de frutos por flor; SEOV-ID: porcentaje medio de producción de semillas por óvulo; ABFL-ID: porcentaje medio de producción de abortos por flor.

Existen evidencias (ver referencias en STEPHENSON, 1981) de que la maduración/aborción de los frutos no suelen ser procesos aleatorios. Según las especies, pueden verse condicionados por diversos factores no excluyentes, entre los cuales destacan los siguientes: 1. la distancia a la fuente materna de los recursos; 2. el orden en que se produjo la polinización, 3. el número de semillas en desarrollo; y 4. la fuente del polen. A continuación analizaremos cada uno de ellos.

1- Disposición respecto de la fuente materna de recursos. En general, las estructuras reproductivas suelen tener ventajas cuanto más cerca se sitúan de la fuente de recursos (WYATT, 1982; STEPHENSON & BERTIN, 1983; NICHOLLS, 1987; NAVARRO, 1996; ARISTA *et al.*, 1999). Los estudios llevados a cabo por NICHOLLS (1987) en *E. vulgare* ponen de manifiesto que en esta especie cada cincino y su bráctea basal funcionan como una unidad bastante independiente con respecto a la asimilación de recursos. En dicho trabajo se comprobó que: 1. al igual que en las cuatro especies que nos ocupan, en *E. vulgare* también existe una correlación negativa entre la distancia de una flor al eje principal de la inflorescencia y la probabilidad de que desarrollen semillas maduras; y 2. de la misma manera que en los tres táxones de la sección *Virescentia*, no existen diferencias significativas en la fecundidad relativa (número de semillas por fruto) según la posición de los cincinos a lo largo del eje principal de la inflorescencia.

Con respecto a las diferencias de fecundidad según la distancia de la flor al eje principal de la inflorescencia, la explicación del autor fue que, entre otras causas, se podría deber a la distancia a la fuente principal de recursos. Los estudios llevados a cabo por CASPER (1984) en *Cryptantha flava* (Boraginaceae), pusieron de manifiesto que también esta especie la proximidad al eje principal de la inflorescencia está positivamente relacionada con la producción de frutos por flor. Sin embargo en este caso la autora interpretó dichos resultados como

consecuencia de la limitada capacidad que tienen estas plantas para mover los recursos entre las flores.

NICHOLLS (1987) explicó el segundo de sus resultados a partir de otro descubrimiento: la existencia de una correlación positiva entre la longitud de la bráctea basal del cincino y su número de flores. A juicio del autor esto podría significar que la disponibilidad de recursos es similar para cada flor con independencia de la longitud (número de flores) de su cincino. Según su razonamiento, la independencia funcional de estas unidades, unido a que la correlación longitud de bráctea- número de flores asegura una disponibilidad similar de recursos para cada flor con independencia del cincino en el que esté situada, es lo que justificaría que la fecundidad relativa en las flores de *E. vulgare* sea independiente de la disposición de su cincino en la inflorescencia. Esta hipótesis podría servir para explicar los resultados obtenidos en los tres táxones de *Virescentia*, pero no para los de *E. decaisnei*.

2- Orden de la polinización. De acuerdo con la hipótesis de la “conservación de los recursos maternos” (STEPHENSON, 1981; WYATT, 1982; NICHOLLS, 1987), cuando la cantidad de recursos disponibles es limitada, una de las estrategias para ahorrarlos consiste en favorecer el desarrollo de los órganos reproductivos que menos recursos requieran para completarlo. En muchas ocasiones esto se traduce en una ventaja de los frutos que han comenzado antes su desarrollo. Es decir, existiría una ventaja derivada del orden de la polinización (ver referencias en STEPHENSON, 1981; TORRES & GALETTO, 1999). De acuerdo con ello, y dado que en los tajinastes cada cincino se desarrolla de manera centrífuga, cuanto más proximas estén las flores al eje principal de la inflorescencia, mayores serán sus probabilidades de completar con éxito la fructificación.

3- Número de frutos/cigotos que se encuentran simultáneamente en desarrollo. Como ya hemos comentado en el apartado anterior, éste puede ser uno

de los principales factores limitantes de la cantidad de recursos con que cuentan los frutos y las semillas para su desarrollo (STEPHENSON, 1979; WYATT, 1982; KAYE, 1999; TORRES & GALETTO, 1999). En este sentido, la floración secuencial de los tajinastes supone un incremento progresivo de la competencia por los recursos (pues cada vez es mayor el número de frutos/cigotos en desarrollo). Por lo tanto, también en este caso las flores situadas más cerca del eje de la inflorescencia cuentan con ventaja, pues se benefician de unos menores niveles de competencia por los recursos.

Cualquiera de las hipótesis planteadas (o un conjunto de ellas) podría explicar porqué las flores situadas en la mitad proximal de los cincinos tienen una fecundidad relativa superior a las situadas en la mitad distal. Por otro lado y de manera complementaria, teniendo en cuenta el importante papel que puede jugar la aborción floral a la hora de adaptar el número de frutos y semillas a los recursos disponibles en cada momento (ver apartado anterior), es previsible que los mayores niveles de aborción se registren en las zonas con una menor disponibilidad de recursos (por su distancia a la fuente principal y/o debidos a problemas de competencia por ellos), como efectivamente es el caso.

Debido al desarrollo secuencial de las inflorescencias en los tajinastes, el número de flores abiertas en los cincinos basales es siempre superior al de los cincinos centrales y, a su vez, el número de flores abiertas en estos es siempre mayor que el de los cincinos apicales (figuras 5.1.2. y 5.1.3.). Por lo tanto, si el eje principal de la inflorescencia jugara un papel de importancia como fuente de recursos, sería de esperar que los frutos situados en los cincinos basales contaran con ventajas para su desarrollo y, consiguientemente, que su fecundidad relativa fuese mayor. Como hemos comentado al comienzo de este apartado, de los cuatro táxones estudiados el único en el que se ha comprobado la existencia de un efecto de la disposición de los cincinos sobre la fecundidad relativa y, por lo tanto, el único en el que existen indicios de que esta hipótesis pueda ser cierta, es *E. decaisnei*.

Además de las hipótesis expuestas, y teniendo en cuenta el valor que la mejora de la función masculina podría traer sobre el potencial reproductivo de estas especies (Capítulo 5, apartado 5.5.), es preciso considerar la posibilidad de que, con todas las precauciones que merecen este tipo de hipótesis (HERREIRA, 1996), dichas especies hayan desarrollado algún tipo de adaptación de manera que las últimas flores en desarrollarse actúen principalmente como donantes de polen (BRUNET & CHARLESWORTH, 1995; BRUNET, 1996; ISHII & SAKAI, 2002).

Existen evidencias de que en las plantas hermafroditas se producen variaciones en la distribución de los recursos entre las funciones masculina y femenina que, según BRUNET & CHARLESWORTH (1995), podrían ser consecuencia de la existencia de diferencias en la probabilidad del éxito reproductivo que pueden obtener las diferentes flores de una misma inflorescencia a través de ambas funciones. Estas diferencias fueron denominadas por dichos autores como “variaciones en el entorno de cruzamiento de las flores”. ISHII & SAKAI (2002) demostraron experimentalmente que en las especies de floración secuencial la variación temporal del tamaño del despliegue floral puede producir diferencias en la probabilidad del éxito obtenido por cada flor en la donación y recepción del polen y, por lo tanto, influir en la variación de su distribución de los recursos entre las funciones masculina y femenina.

Como ya hemos explicado (ver Capítulo 5, apartados 5.1. y 5.5.) el número de flores abiertas simultáneamente en una inflorescencia suele mantener una relación positiva con la tasa de geitonogamia. En el caso de los tajinastes, dado que las inflorescencias tienen un desarrollo secuencial, el número de flores que se encuentran abiertas a la vez en la misma inflorescencia aumenta progresivamente a medida que avanza la floración (ver figuras 5.1.2. y 5.1.3.), por lo que sería de esperar que la tasa de geitonogamia también lo hiciera. De ser cierto, al tratarse de especies en las que existe un cierto grado de auto-incompatibilidad y/o de depresión por endogamia (Capítulo 5, apartado 5.5.), esto produci-

ría una disminución progresiva en las probabilidades de éxito reproductivo tanto a través de la función masculina, porque una parte cada vez mayor del polen propio se invertirá en auto- polinizaciones y consecuentemente no podrá servir para realizar xeno- polinizaciones (HARDER & BARRETT, 1995), como de la femenina, por la disminución de la fecundidad asociada a las auto- polinizaciones.

En este escenario resulta evidente que las primeras flores en abrir contarían con claras ventajas reproductivas. Estas ventajas serían mayores en el caso de la función femenina pues a la menor tasa de geitonogamia que sufrirían estas flores se uniría la existencia de una menor cantidad de embriones compitiendo por los recursos y una mayor cercanía a la fuente de los mismos (ver más arriba). Pero además, dado que la floración es bastante sincrónica entre los diferentes individuos de una misma población (ver Capítulo 4, apartado 4.5.8.) y que las flores son protándricas (ver Capítulo 4, apartado 4.5.4.), la función femenina se encontraría reforzada en estas primeras flores por la existencia de una mayor proporción de flores masculinas *versus* gineceos receptivos. En el caso de la función masculina las consecuencias negativas del aumento en el número de flores abiertas simultáneamente no serían tan negativas como en la femenina y sus ventajas durante las primeras etapas de la floración no tan evidentes. Siguiendo esta línea argumental sería lógico suponer que durante estas primeras etapas de la floración la planta destinara una mayor cantidad de sus recursos reproductivos a la función femenina.

Por el contrario, a medida que avanza la floración, las consecuencias del número de flores abiertas simultáneamente en la inflorescencia posiblemente tenga mayores repercusiones negativas sobre la función femenina que sobre la masculina pues, además del aumento en la competencia embrionaria por los recursos y de la distancia de los nuevos frutos a estos, es probable que la incidencia de la geitonogamia sobre la función femenina sea mucho mayor que sobre la masculina (ver a continuación).

El aumento en el número de flores abiertas simultáneamente suele provocar una mayor tasa de visita de polinizadores y un aumento en la secuencia de visita floral (Capítulo 5, apartado 5.5.). Una mayor tasa de proximación puede provocar un incremento en la tasa de xenogamia mientras que un aumento en la secuencia floral generalmente conlleva un incremento en la de geitonogamia (Capítulo 5, apartado 5.5.). Debido a la gran producción polínica de estas flores (Capítulo 4, apartado 4.4.2.), parece difícil que un sólo insecto pueda retirar todo el polen de una flor en una sola visita. Por lo tanto, aunque la función masculina sufriría las consecuencias negativas del incremento de la geitonogamia, también podría verse beneficiada del incremento de aproximaciones de diferentes insectos. Por el contrario, dado que las flores poseen sólo cuatro óvulos es probable que en una única visita se deposite polen suficiente para fecundarlos a todos. Por lo tanto, la función femenina sufriría las consecuencias negativas del incremento de la geitonogamia, pero probablemente no tanto las consecuencias positivas que se derivan de la mayor tasa de aproximación de polinizadores.

Los estudios realizados por RADEMAKER *et al.*, (1997, pero ver también RADEMAKER *et al.*, 1999) en *E. vulgare* determinan que las abejas retiran entorno al 44% de los granos de polen de una flor fresca (es decir, con las anteras llenas de polen -ver Capítulo 4, apartado 4.4.3.-), el 50,3% de los cuales queda adherido al cuerpo de la abeja. De este polen, el 6,1% se pierde (recolectado por la propia abeja, pasivamente, p.e. durante el vuelo, porque se cae sobre distintos órganos florales), el 93,8% se transporta a la siguiente flor y sólo el 0,15% llega a su estigma. Si nos basamos en los datos de producción polínica media calculada para las especies que nos ocupan (Capítulo 4, apartado 4.4.2.), ese 0,15% de polen que tras una única visita a una flor fresca podría alcanzar el estigma de la siguiente flor ascendería a 92 granos de polen en *E. decaisnei* (23 granos por óvulo); 72 en *E. callithyrsum* (18 granos por óvulo); 57 en *E. onosmifolium* (14 granos por óvulo); y 48 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (12 granos por

óvulo). Aunque estos porcentajes sólo son aproximativos, parecen indicar que, efectivamente, una única visita probablemente no basta para recoger todo el polen disponible de una flor fresca, pero sí para depositar polen suficiente para fecundar los cuatro óvulos.

De acuerdo con lo expuesto sería de esperar que conforme avanza la floración las opciones reproductivas de los individuos hermafroditas se vean progresivamente mejoradas a través de su inversión en la función masculina. Por otro lado, dada la sincronía fenológica que existe entre los diferentes individuos de una misma población natural (Capítulo 4, apartado 4.5.8.), dichas opciones se verían incrementadas por la aparición progresiva de un mayor número de gineceos receptivos en la población. Además, los menores costos de producción de una flor en relación con los derivados de la producción de una semilla (p.e. en *E. vulgare* se calcula que una semilla “cuesta” 1,87 flores, DE JONG, 2000) podrían favorecer que, dada la creciente competencia por los recursos y las cada vez mayores ventajas de la función masculina, el ratio gastos/beneficios de la planta se vea mejorado a medida que avanza la floración, con la inversión en esta función.

En resumen, de acuerdo con la línea de pensamiento argumentada, es de esperar que en las etapas iniciales de la floración los individuos hermafroditas destinen una mayor parte de sus recursos a la función femenina, mientras que conforme avanza la floración la cantidad de recursos invertidos en la función masculina vaya en aumento, no descartándose que en las etapas finales de la floración las flores puedan comportarse funcionalmente como masculinas (ver BRUNET & CHARLESWORTH, 1995; BRUNET, 1996; ISHII & SAKAI, 2002). De acuerdo con el desarrollo secuencial, acrópeto y centrífugo, de las inflorescencias de estas especies, ello se traduciría en una mayor fecundidad de las flores situadas en las regiones basales de la inflorescencia y/o en la mitad proximal de los cincinos, como efectivamente reflejan nuestros resultados

6.5.2.3. Fecundidad total

Los cuatro táxones estudiados se caracterizan por presentar una enorme producción tanto de frutos como de semillas por individuo (figura 6.5.13.). Son los primeros datos de esta naturaleza que se ofrecen para el género *Echium* en Macaronesia, por lo que no podemos establecer comparaciones con otras especies de tajinastes.

La producción total de frutos y semillas son dos variables que dependen tanto de la oferta floral del individuo como de su fecundidad relativa. Con respecto a la oferta floral hemos comprobado que *E. onosmifolium* y *E. callithyrsium* tienen una producción total de flores significativamente mayor que la de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Con respecto a la fecundidad relativa, acabamos de ver que las únicas diferencias significativas que existen entre estos táxones se refieren a la producción de semillas por óvulo, pues su producción de frutos por flor es muy similar. Por lo tanto, como era de prever, las diferencias que mantienen *E. decaisnei*, *E. callithyrsium*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* con respecto a su producción total de frutos por individuo reflejan básicamente las que mantienen con respecto a su oferta floral. Sin embargo, en las diferencias que mantienen con respecto a la producción total de semillas tiene un peso fundamental las diferencias que mantienen con respecto a su producción de semillas por óvulo. Esto es especialmente visible en el caso de *E. decaisnei*.

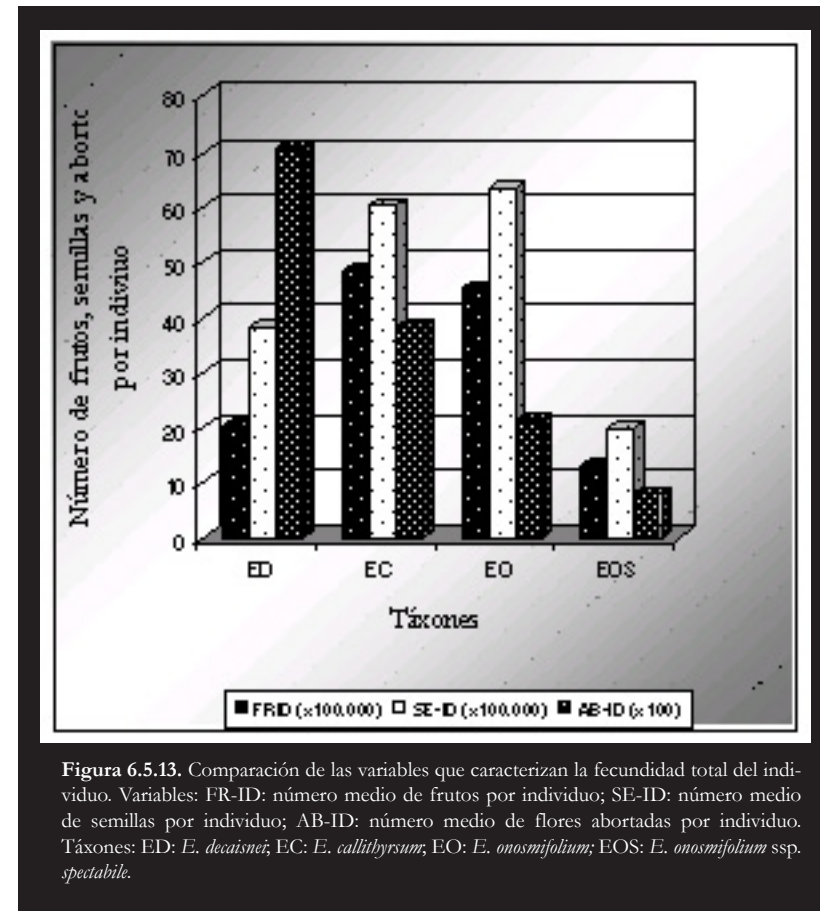
Efectivamente, a pesar de que la producción de flores por individuo de este taxon es significativamente menor que la de *E. onosmifolium* y *E. callithyrsium*, su mayor producción de semillas por óvulo compensa las diferencias y hace que la producción total de semillas por individuo sea similar a la de estos. *E. callithyrsium* y *E. onosmifolium* poseen una producción similar de flores por individuo y de semillas por óvulo y, por lo tanto, de semillas por individuo. En el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la menor producción total de flores y de semillas

por óvulo aumenta las diferencias con respecto a los demás táxones con respecto a su producción total de semillas.

Con respecto al número total de abortos por individuo cabe señalar que las diferencias encontradas entre *E. decaisnei* y el grupo *Virescentia* se deben principalmente a que la tasa de abortión relativa de éste taxon es muy superior a la del resto.

A la vista de estos resultados consideramos que los dos componentes que determinan la fecundidad total en estos táxones son el número total de flores producidas por individuo y su fecundidad relativa en términos de producción de semillas por óvulo y, por lo tanto, que la medida más adecuada para estimar la fecundidad total de estas especies es la producción semillas por individuo. A pesar de que la producción de semillas por óvulo es muy inferior a la de frutos por flor, la enorme producción floral de estas especies tiene como consecuencia que la producción total de semillas por individuo (y, por lo tanto, su fecundidad total) siga siendo muy elevada. Debemos señalar que parte de la variabilidad observada puede atribuirse al tamaño de los individuos pues, como hemos visto, es una variable que en todos los táxones estudiados se correlaciona positivamente con la oferta floral del individuo y, por lo tanto, también con su fecundidad total.

Analizados en su conjunto, estos resultados subrayan la necesidad del estudio simultáneo de variables relativas y totales del éxito reproductivo. Esta conclusión apoya otras similares a las que han llegado en estudios previos, en los que también se ha comprobado que la producción relativa de frutos por flor y de semillas por óvulo son por sí solos indicadores poco fiables del éxito reproductivo (ver referencias en HERRERA, 1991).



6.5.2.4. Peso fresco de las semillas

Quizá el dato más destacable son las diferencias significativas que con respecto a esta variable presenta *E. decaisnei* con el resto de los táxones de *Virescentia* y, más aún, las que posee *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* en relación con *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*, especies estas últimas cuyas semillas presentan un peso similar entre sí. A la vista de ello resultaría de interés llevar a cabo nuevas investigaciones para determinar si estas diferencias de peso responden a diferencias de tamaño de las semillas y, en este caso, hasta qué punto éstas pueden contribuir a la identificación de los diferentes táxones, especialmente de los tres del grupo *Virescentia* y concretamente de las dos subespecies de *E. onosmifolium*.

6.5.2.5. Capacidad de germinación de las semillas

Los resultados muestran que en estos táxones la capacidad de germinación se encuentra dentro del rango observado en otras especies leñosas del género (entre un 15% y un 81% -MAYA *et al.*, 1988; PITA, 1989; MARRERO *et al.*, 1998), aunque los resultados obtenidos para *E. callithyrsum* ($64,23 \pm 10,59\%$) son muy superiores a los que ofrecen MAYA *et al.* (1988) para dicha especie (45%).

6.5.2.6. Capacidad de supervivencia de las plántulas

Como estimación de la capacidad de supervivencia de las plántulas no valoraremos el porcentaje total de individuos supervivientes (SUPV), porque consideramos que la tasa de mortalidad observada durante la primera semana se debe principalmente a los daños ocasionados a las plántulas durante el repicado. Con respecto a la tasa de supervivencia tras la primera semana de siembra

(SUPV-S1), cabe subrayar que las tres especies estudiadas (*E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*) mostraron una elevada capacidad de supervivencia durante la fase de *plántula*, con valores que superan el 75% en todos los casos.

6.5.2.7. Diferencias en el éxito reproductivo femenino alcanzado por los individuos hermafroditas y femeninos

En todos los táxones excepto *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* tanto la producción de frutos por flor como la de semillas por óvulo es mayor en los individuos femeninos que en los hermafroditas, aunque las diferencias no son significativas. Teniendo en cuenta la pérdida de potencial reproductivo que en estas especies conllevan los auto-cruces, una explicación para esta diferencia podría ser el hecho de que los individuos femeninos son xenógamos obligados (Capítulo 5, apartado 5.5.).

Los resultados obtenidos coinciden en parte con los que obtuvo BRAMWELL (1971) en el estudio de dos especies leñosas del género (*E. giganteum* y *E. breviflorum*), sólo que en este caso las diferencias eran significativas. Asimismo, estudios similares llevados a cabo en la especie herbácea *E. vulgare* (KLINKHAMER *et al.*, 1994b) demostraron que los individuos femeninos producen un 42% más de semillas por gramo de planta que los hermafroditas.

Con respecto a la fecundidad total, en todos los casos excepto en *E. onosmifolium*, la producción de frutos por flor y de semillas por óvulo es mayor en los individuos hermafroditas que en los femeninos. No obstante, la única diferencia significativa es la que mantienen ambas formas con respecto a la producción total de frutos por individuo en *E. callithyrsum*. Teniendo en cuenta que, como hemos visto en el apartado 6.5.2.2., la medida más adecuada para valorar la fecundidad en estos táxones es su producción de semillas por individuo, pode-

mos afirmar que en todos ellos las formas sexuales hermafrodita y femenina poseen una fecundidad similar.

Por otro lado, no se han encontrado diferencias significativas en el peso fresco de las semillas ni en su capacidad de germinación entre ambos tipos de individuos. Estos resultados coinciden con los del estudio realizado por BRAMWELL (1971 y 1972a) en *E. giganteum* y *E. brevifolium*, en el que tampoco encontró diferencias significativas entre el peso ni la capacidad de germinación de las semillas procedentes de individuos hermafroditas y femeninos. Por último, tampoco se han encontrado diferencias significativas en la capacidad de supervivencia de las plántulas procedentes de individuos hermafroditas y femeninos.

Como indicamos en la introducción, aunque la persistencia de individuos femeninos en las poblaciones naturales suele atribuirse a la existencia algún tipo de ventaja reproductiva, también existen algunos ejemplos en los que, como en nuestros táxones, no se detectan dichas diferencias. Algunas de las explicaciones que se han dado en estos casos para explicar la persistencia de los individuos femeninos son: que supongan un sistema para evitar la depresión por endogamia a nivel poblacional; que existan fenómenos de sobredominancia en los loci que regulan la esterilidad masculina; que exista una selección gametofítica más intensa en las flores femeninas; o, en el caso de las especies cuya ginodioecia está sometida a un control citoplasmático y nuclear, que existan efectos pleiotrópicos negativos asociados a los genes restauradores de la fertilidad masculina (ver referencias en DELPH *et al.*, 1999 y ALONSO & HERRERA, 2001).

No obstante, existen evidencias de que la distribución de los recursos hacia la función masculina y/o femenina en los individuos de táxones ginodioicos varía en función de diversas características de las poblaciones, como el ratio de sexos o el tipo del hábitat (DELPH, 1990; ASIKAIEN & MUTIKAIENEN,

2003; RAMULA & MUTIKAINEN, 2003). Es preciso, por tanto, considerar que quizá la prácticamente ausencia de diferencias significativas observadas tanto en la oferta floral como en el éxito reproductivo de *E. decaisnei*, *E. callithyrsus*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* pueda deberse a que el análisis de los resultados se ha realizado por táxones y no según poblaciones naturales. Se trata éste de un reto que esperamos poder abordar en el futuro.

6.5.3. ÉXITO REPRODUCTIVO Y CONSERVACIÓN DE LOS TÁXONES AMENAZADOS (*E. CALLITHYRSUM* Y *E. ONOSMIFOLIUM* SSP. *SPECTABILE*)

E. callithyrsus es, de los cuatro táxones estudiados, el que posee una mayor tasa de fecundidad total, por lo que a este nivel no parece presentar problemas reproductivos. Por el contrario, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es el que presenta la menor tasa de todos ellos. En concreto, su producción total de semillas por individuo es significativamente menor que la del resto de táxones estudiados, y más de cinco veces inferior a la registrada en cualquiera de las otras dos especies del grupo *Virescentia*. Esto se debe a dos motivos principales: 1. de todos los táxones, es el que produce por término medio el menor número de flores por individuo; y 2. su porcentaje producción de semillas por óvulo es significativamente menor que el del resto. Aunque estos resultados podrían ser el reflejo de algún tipo de problema reproductivo en las poblaciones naturales de esta especie, sus niveles de fecundidad total siguen siendo muy elevados (12.893 \pm 3.209 frutos por individuo; 10.839 \pm 2.419 semillas por individuo), por lo que es poco probable que ésta sea una de las causas principales de su estado de amenaza (ver Capítulo 3, apartado 3.5.2.).

Con respecto a la capacidad de germinación de las semillas, *E. callithyrsus* tampoco parece sufrir problemas reproductivos. De hecho, posee los mayores

promedios de todos los táxones estudiados. Por su parte, la tasa de germinación registrada en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, aunque es la menor de los tres táxones de *Virescentia*, posee un valor muy parecido al encontrado en la otra subespecie de *E. onosmifolium* y es incluso superior a la encontrada tanto en *E. decaisnei* como en otros táxones leñosos no amenazados del género (MAYA *et al.*, 1988). Por lo tanto, también podemos descartar que en este taxon los problemas de germinación de las semillas figuren entre sus principales factores de amenaza.

Para obtener una estima más precisa de la fertilidad por floración (ver Capítulo 4, apartado 4.5.8.), hemos hallado el producto de los promedios correspondientes a la producción total de semillas por individuo y su capacidad de germinación. Los resultados arrojaron los siguientes valores: 36.972 semillas viables por individuo en *E. callithyrsum*; 30.013 en *E. onosmifolium*; 15.427 en *E. decaisnei*; y 5.528 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Según estos cálculos, *E. callithyrsum* es el taxon más fértil de los cuatro estudiados, lo que confirma que a este nivel no presenta problemas reproductivos. Por el contrario, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es el taxon menos fértil (comparado con los otros táxones de *Virescentia*, unas 6,7 veces menos que *E. callithyrsum* y 5,4 veces menos que la otra subespecie de *E. onosmifolium*). No obstante, la producción de semillas con capacidad para germinar sigue siendo muy elevada y, por lo tanto, se refuerza la hipótesis de que la falta de fertilidad no constituye uno de los principales factores de amenaza de esta especie.

Finalmente, en relación con la capacidad de supervivencia de las plántulas, los resultados obtenidos en *E. callithyrsum* indican que ésta es muy alta (superior al 75%), similar a la registrada en la otra especie estudiada de *Virescentia* (no amenazada), *E. onosmifolium*. Por lo tanto, tampoco a este nivel se encuentran indicios de que *E. callithyrsum* padezca problemas reproductivos que puedan explicar su estado de amenaza.

A la vista de estos resultados debemos concluir que ni en las poblaciones naturales de *E. callithyrsum*, ni en las de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se detectan problemas de fertilidad o viabilidad de las semillas que comprometan hoy en día la supervivencia de estas especies. En el caso de *E. callithyrsum* se ha comprobado que, bajo condiciones experimentales, tampoco parecen existir problemas para la supervivencia de las plántulas. Estos resultados refuerzan las conclusiones obtenidas en el Capítulo 3 (apartado 3.6.), en el sentido de que el principal factor de amenaza de estos táxones posiblemente sean los procesos de degradación de su hábitat. No obstante, no se descarta que las menores tasas de fecundidad encontradas en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* en relación con el resto de táxones estudiados, no sean el reflejo de algún tipo de problema reproductivo en las poblaciones naturales de esta especie.

6.6. CONCLUSIONES

* Las cuatro especies se caracterizan por realizar un enorme esfuerzo reproductivo, tanto en la producción de inflorescencias por individuo (entre 36 y 101, según táxones), como de flores por inflorescencia (entre 443 y 1.220).

* Cada uno de los táxones se identifica y diferencia del resto en virtud de una combinación de las componentes productiva y estructural de la oferta floral, tanto a nivel de inflorescencia como de individuo.

* En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* se ha comprobado que tanto la producción de inflorescencias como de flores por individuo mantienen una relación linealmente proporcional con el tamaño del individuo, mientras que sólo en el caso de *E. decaisnei* se observó una relación similar entre el tamaño del individuo y el esfuerzo reproductivo por inflorescencia.

* Con respecto a la oferta floral, se encontraron las siguientes diferencias significativas entre individuos hermafroditas y femeninos:

- 1- El mayor número de flores por cincino de los individuos femeninos en *E. decaisnei*.
- 2- La mayor producción de inflorescencias por individuo de los individuos hermafroditas en *E. decaisnei* y *E. callithyrsum*.
- 3- La mayor producción total de flores por individuo de los individuos hermafroditas en *E. callithyrsum*.

* La producción de frutos por flor es similar en los cuatro táxones, con valores que oscilan entre el 50 y el 60%.

* Los niveles medios de aborción de frutos por flor son significativamente mayores en *E. decaisnei* (17,4%), que en los táxones de *Virescentia* (entre un 4,3% y un 7,9%, según el taxon).

* En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, la fecundidad relativa no depende tanto de la mayor o menor producción de flores por individuo, sino de la manera en que ésta se estructura en el espacio y, concretamente, en la inflorescencia.

* Sólo en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* el tamaño de los individuos mantiene una correlación significativa con la fecundidad relativa.

* El punto crítico que determina las diferencias en la fecundidad relativa entre estas especies es el porcentaje de semillas que se desarrollan por óvulo. En los cuatro táxones se observa una importante disminución de la fecundidad relativa medida en términos de semillas por óvulo, con respecto a la fecundidad medida en términos de frutos por flor. Dicha reducción es del 55,6% en *E. decaisnei*, del 68,4% en *E. callithyrsum*, del 68,8% en *E. onosmifolium* y del 75,5%

en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Se han encontrado indicios de que esta reducción podría ser el resultado de la existencia de patrones fijos de aborción de óvulos/ cigotos propios de cada taxon.

* De los cuatro táxones, *E. decaisnei* es el único en el que la posición de los cincinos a lo largo del eje principal de la inflorescencia influye significativamente sobre la fecundidad relativa de las flores. Sin embargo, en todos ellos la fecundidad relativa de las flores se ve condicionada de manera significativa por la posición que ocupan en el cincino. En las cuatro especies, las flores situadas en la mitad proximal del cincino producen una cantidad significativamente mayor de frutos por flor y de semillas por óvulo que las de la mitad distal, mientras que la tasa relativa de aborción floral de éstas últimas es significativamente mayor que la de las flores situadas en la mitad proximal.

* Los cuatro táxones presentan una producción media de frutos (entre 12.893 y 48.132, según el taxon) y de semillas por individuo (entre 10.839 y 57.562) muy elevada.

* Las diferencias que mantienen estas especies entre sí con respecto a la producción de frutos por individuo se deben principalmente a las diferencias que existen entre ellas con respecto a la producción de flores por individuo. Sin embargo, las diferencias observadas en la producción de semillas y de abortos por individuo, dependen tanto de su producción respectiva de semillas por óvulo y de abortos por flor, como del esfuerzo reproductivo total de cada una de ellas.

* Se considera que la producción relativa de frutos por flor y de semillas por óvulo son por sí solos indicadores poco fiables del éxito reproductivo de estas especies. Asimismo, se considera que la medida más adecuada para estimar la fecundidad total de estas especies es la producción semillas por individuo.

* Existen diferencias significativas en el peso fresco de las semillas, según las cuales *E. decaisnei* se diferencia de los tres táxones de *Virescentia* y, dentro de este grupo, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* de *E. callithyrsum* de *E. onosmifolium*.

* La capacidad de germinación de los cuatro táxones es similar entre sí (entre el 42% y el 64%, según los táxones), y se encuentra dentro del rango observado en otras especies leñosas del género.

* *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* presentan una elevada capacidad de supervivencia durante la fase de *plántula*, con valores que superan el 75% en todos los casos.

* No se han observado diferencias significativas en el éxito reproductivo alcanzado por los individuos hermafroditas y femeninos en ninguna de los cuatro táxones estudiadas (ni en términos de fecundidad, ni de capacidad de germinación de las semillas o de supervivencia de las plántulas).

* Con respecto a los dos táxones amenazados (*E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*), no se han detectado indicios de que la fecundidad de sus individuos, la capacidad de germinación de sus semillas o, en el caso de *E. callithyrsum*, la capacidad de supervivencia de sus plántulas, se encuentren entre sus principales factores de amenaza. Sin embargo, no se descarta que las menores tasas de fecundidad encontradas en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* en relación con el resto de táxones estudiados, no sean el reflejo de algún tipo de problema reproductivo en las poblaciones naturales de esta especie.



Morfología

Capítulo 7

*A Sara Barceló Cordon,
que me abrió las puertas a otras formas de entender la vida*

7.1. INTRODUCCIÓN

Desde el punto de vista de la conservación de las especies un requisito fundamental es establecer con claridad su identidad taxonómica (QUILICHINI *et al.*, 2004). Según BRAMWELL (1972a), taxonómicamente *Ecbium* es un género difícil por la extrema variación y el amplio rango de distribución de algunas de sus especies. Pero además considera que en el caso de las especies macaronésicas este hecho se ve acentuado por la evolución local de táxones muy restringidos, que morfológicamente son similares a congéneres más ampliamente distribuidos (p.e. *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*).

Tras una revisión de la información morfológica existente sobre *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (descripciones originales: WEBB, 1844 y 1867; WEBB & BERTHELOT, 1844; KUNKEL, 1976; y la revisión del género en Macaronesia realizada por BRAMWELL 1972a), comprobamos que dicha información resulta en varios aspectos imprecisa y/o incompleta, y que no siempre cuenta con el consenso de los autores. El caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es especialmente destacable por la falta absoluta de información sobre aspectos fundamentales de su morfología, como por ejemplo de los caracteres del androceo y del gineceo. En nuestra opinión la información disponible hasta la fecha es suficiente para diferenciar con claridad a *E. decaisnei* de cualquiera de los táxones de *Virescentia*, pero en muchos casos no permite determinar con claridad las diferencias entre los tres táxones de *Virescentia* y, especialmente, entre las dos subespecies de *E. onosmifolium*. Este problema se ve agravado además por la existencia habitual de fenómenos de hibridación entre estos táxones (ver Capítulo 2, apartado 2.4.2.).

Además de todo ello, algunas de los caracteres con que se han descrito estos táxones no coincidían con nuestras observaciones sobre ellos, o no incluían caracteres que en nuestra opinión podrían tener valor diagnóstico. Por estos motivos, decidimos llevar a cabo un estudio morfológico de *E. decaisnei*, *E.*

*callithyrsu*m, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, que nos permitiera alcarar nuestras dudas y a la vez completar al menos en parte algunas de las lagunas en su conocimiento.

Para tener una idea más precisa del estado de conocimiento actual de estos táxones, a continuación haremos una revisión de los principales rasgos morfológicos que los caracterizan, haciendo un especial hincapié en aquéllos en los que su identificación pueda resultar más confusa. Pero antes queremos situar el problema en su contexto, y por ello haremos una breve revisión de las principales características morfológicas del subgénero *Fruticosa* (BRAMWELL, 1972a). En este subgénero se agrupan las siete secciones leñosas y endémicas que posee el género *Echium* en Macaronesia (BRAMWELL, 1972a), entre las que se incluyen aquéllas a las que pertenecen *E. decaisnei*, *E. callithyrsu*m, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (secciones *Decaisnea* y *Virescentia*, ver Capítulo 1).

Principales caracteres morfológicos de los táxones del subgénero *Fruticosa* (BRAMWELL, 1972a)

Hábito y forma de crecimiento

Son caracteres de importancia taxonómica tanto a nivel de especie como de sección, y uno de los elementos más relevantes en el proceso evolutivo de los *Echium* macaronésicos. Dentro de este grupo se reconocen cuatro tipos principales de formas de crecimiento: arbustos leñosos, especies de hábito monocárpico, especies herbáceas perennes y especies anuales o bianuales. Las tres primeras sólo aparecen en miembros del subgénero *Fruticosa*, mientras que las segundas son propias del subgénero *Echium*. Los arbustos leñosos, grupo al que pertenecen las cuatro especies que son objeto de nuestro estudio, constituyen la inmensa mayoría de las especies macaronésicas del género. Todas ellas se

caracterizan por poseer una ramificación de tipo candelabro, y se diferencian en dos grupos según si la primera inflorescencia se produce en el eje principal (p.e. *E. decaisnei*, obs. personales) o en ramas laterales (p.e. miembros del grupo *Virescentia*). En este grupo se incluyen todos los miembros de las secciones *Gigantea* (con excepción de *Echium triste*), *Virescentia*, *Stricta*, *Decaisnea* y *Gentianoidea* (BRAMWELL, 1972a).

Los estudios llevados a cabo por LEMS & HOLZAPFEL (1971) demostraron que en estos táxones la forma de crecimiento puede estar muy influida por las condiciones ambientales de su hábitat. Más aún, mediante experimentos de cultivo de uno de ellos, los autores demostraron que dicha variabilidad posee un componente genético.

Forma y tamaño de las hojas

En el género *Echium* las hojas son simples, exestipuladas y, en el caso de los arbustos leñosos, generalmente se disponen agrupadas en el ápice de las ramas vegetativas. La forma de la lámina varía de linear a ovada, y su tamaño entre 5 y 50 cm de longitud. El ápice es agudo, acuminado u obtuso. El peciolo suele ser corto y con frecuencia es difícil distinguirlo de la base, generalmente atenuada. El margen siempre es entero, a veces puede ser ciliado o espiniscente y ocasionalmente revoluto. En el envés, los nervios suelen presentar un aspecto prominente (BRAMWELL, 1972a).

Estos caracteres, y especialmente los relativos a la forma, poseen valor taxonómico para la delimitación de las especies de este género (LEMS & HOLZAPFEL, 1968b; GIBBS, 1971; BRAMWELL, 1972a). En las revisiones llevadas a cabo por GIBBS (1971) y BRAMWELL (1972a), la forma de las hojas se valoró de manera cualitativa, mientras que en el estudio llevado a cabo por LEMS & HOLZAPFEL (1968b) se hizo a través del cociente entre su longitud y su

anchura. En algunos grupos también resultan de interés taxonómico el tipo de nerviación LEMS & HOLZAPFEL (1968b), el grado de pilosidad o la presencia de espinas.

Indumento foliar

En el conjunto de los táxones macaronésicos de *Echium* es posible diferenciar tres tipos de tricomas (glandulares, simples y pustulares) y cuatro tipos principales de indumento (espinoso con espinas rígidas, sedoso, espinoso muy especializado y denso, con largos tricomas) (LEMS & HOLZAPFEL, 1968a; BRAMWELL, 1972a). De acuerdo con los estudios llevados a cabo por LEMS & HOLZAPFEL (1968b) y GIBBS (1971), la estructura y distribución de los tricomas foliares son caracteres que poseen un claro valor taxonómico en el género *Echium*. Sin embargo según BRAMWELL (1972) los tipos de indumento estarían estrechamente relacionados con las condiciones ecológicas del hábitat. Ello podría explicar la existencia de tipos de indumento muy parecidos en especies que, de acuerdo con las características morfológicas en general, pertenecen a secciones diferentes del subgénero *Fruticosa*. Por lo tanto, de acuerdo con este autor, resulta dudoso el peso que las características del indumento puedan tener para establecer líneas evolutivas. Esta hipótesis se ha visto recientemente reforzada por los resultados del estudio realizado por WERNER & LÜPNITZ (2001).

Inflorescencia

La inflorescencia en el género *Echium* es un tirso compuesto por un eje principal de desarrollo acrópeto, del que surgen diversas cimas escorpioides o cincinos (BUYS & HILGER, 2003). Estos cincinos pueden ser simples o encontrar-

se divididos en dos o más ramas. En este último caso, en el punto de separación de ambas suele disponerse una flor. Tanto la forma como el tipo de ramificación de las inflorescencias son caracteres con importancia taxonómica en el género. Además, en el caso de las especies macaronésicas, se considera que posee valor diagnóstico el carácter simple o ramificado de los cincinos y la densidad con que se disponen a lo largo del eje principal (GIBBS, 1971; BRAMWELL, 1972a).

Cáliz

Generalmente está pentapartido y normalmente es pedicelado. En la mayoría de los casos, las lacinias están divididas hasta la base. Pueden presentar formas de lineal a ovadas y de agudas a obtusas. En su cara externa pueden ser glabras, escábridas, híspidas o hirsutas. Los márgenes son enteros y ocasionalmente ciliados. En la mayoría de las especies el cáliz es asimétrico (JOHNSTON, 1953; BRAMWELL, 1972a). Las lacinias son desiguales, siendo los sépalos abaxiales los más grandes, y los dos adaxiales los más pequeños (JOHNSTON, 1953; LEMS & HOLZAPFEL, 1968b). Con respecto a su grado de variabilidad no existe un consenso entre autores. Así, mientras que para LEMS & HOLZAPFEL (1968b) es más uniforme que la corola, difiriendo en la mayoría de las especies sólo en su longitud, según BRAMWELL (1972a) el grado de asimetría es variable aún entre las flores de una misma inflorescencia, por lo que le considera como un carácter con escaso valor diagnóstico. A pesar de ello, en todas las revisiones taxonómicas del género (JOHNSTON, 1953; LEMS & HOLZAPFEL, 1968; GIBBS, 1971; BRAMWELL, 1972a), los autores han empleado características del cáliz (principalmente en el tamaño, forma e indumento de las lacinias) como caracteres diagnósticos para la identificación de las especies (ver próximo apartado).

Otra de las características del cáliz es su carácter persistente y, en ocasiones, fuertemente acrescente durante la fructificación que presenta en algunos táxones (JOHNSTON, 1953 y 1954; LEMS & HOLZAPFEL, 1968b; GIBBS, 1971; BRAMWELL, 1972a; CASPER & WIENS, 1981; LÖNN, 1990).

Corola

En este género es gamopétala e infundibuliforme, con un grado de anchura variable. La simetría varía desde casi regular a zigomórfica. Por lo general, el margen se encuentra claramente pentalobado. En prácticamente todos los casos es posible diferenciar en ellas un labio superior en la zona abaxial, compuesto por los lóbulos gemelos, y un labio inferior en la zona adaxial, constituido por los lóbulos laterales e impar (ver figuras 4.3.1. a 4.3.4.). En las especies continentales, la corola casi siempre se encuentra claramente más desarrollada en la zona abaxial y su forma general suele ser de funel oblicuo. La zigomorfia de estas corolas es siempre evidente, no sólo en su forma externa sino también en la disposición de los estambres (ver más adelante). Las especies insulares se diferencian de las continentales por el grado de especialización de la corola. En unas pocas (p.e. *E. onosmifolium*) su forma es tubular, pero en la mayoría de ellas es corta y ancha. El limbo es casi regular, o ligeramente más largo en el lado abaxial, salvo algunas especies relacionadas con *E. giganteum* y también en *E. decaisnei*. En todas ellas, el lado adaxial de la corola (labio inferior) se encuentra claramente más desarrollado. Por lo tanto, en el caso de las especies insulares, la corola puede encontrarse más prolongada en el lado adaxial, abaxial o ser casi regular (JOHNSTON, 1953; ver figura 7.1.1.).

Su cara externa normalmente presenta un cierto grado de pilosidad. En la zona basal de su cara interna existe una estructura en forma de pequeño anillo, que se denomina *anillo basal* (JOHNSTON, 1953). El color puede ser blanco,

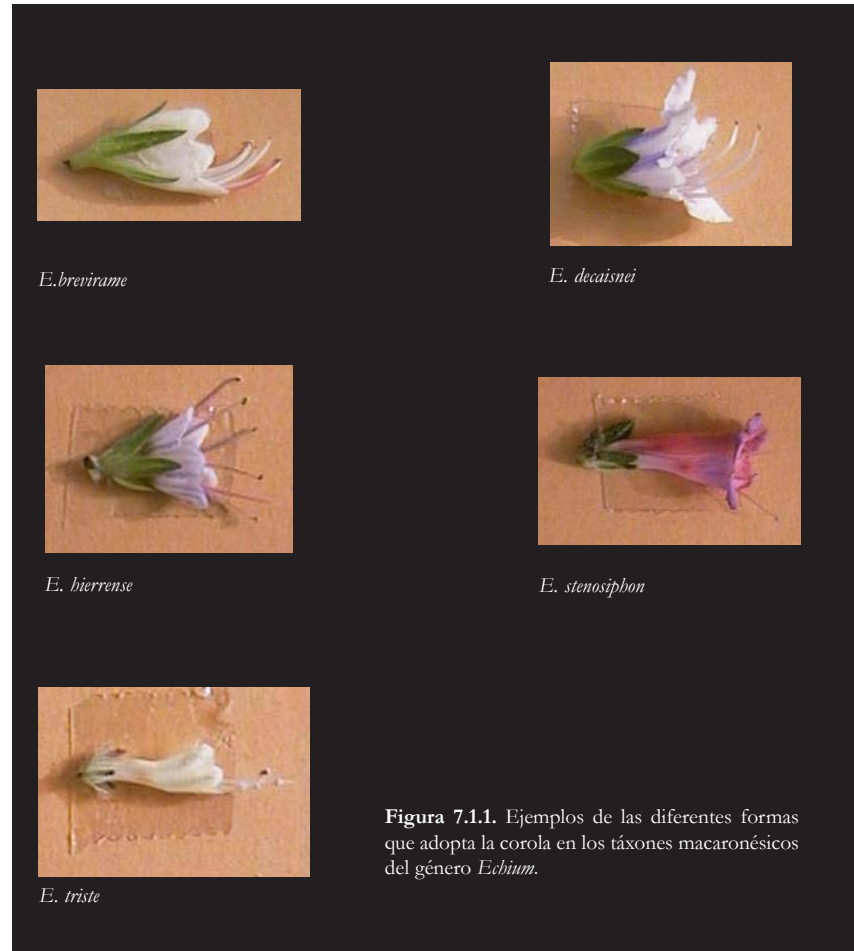


Figura 7.1.1. Ejemplos de las diferentes formas que adopta la corola en los táxones macaronésicos del género *Echium*.

azul, rosado e incluso púrpura (JOHNSTON, 1953; LEMS & HOLZAPFEL, 1968; GIBBS, 1971; BRAMWELL, 1972; CORBET, 1978b; OLESEN, 1979 y 1988; CASPER & LA PINE, 1984; MOELIONO, 1987; KLINKHAMER & DE JONG, 1990; WEISS & LAMONT, 1997; ZOLLER *et al.* 2002). Además de todo ello, en el Capítulo 4 (apartados 4.3. y 4.5.2.) se exponen una serie de consideraciones acerca de la estructura floral en *Echium* y la nomenclatura empleada, que recomendamos tener presente a la hora de abordar el capítulo actual.

La forma, el tamaño y color de la corola, su grado de compresión lateral y de pubescencia, así como la forma y el tamaño de sus lóbulos, se consideran como caracteres taxonómicos de primer orden (LEMS & HOLZAPFEL, 1968b; GIBBS, 1971; BRAMWELL, 1972a). La morfología del anillo basal posee un peso taxonómico fundamental en la clasificación infragenérica propuesta por DE COINCY (1903), así como en la clasificación de los táxones herbáceos canarios de LEMS & HOLZAPFEL (1968b). Por el contrario, en opinión de BRAMWELL (1972) se trata de un carácter que carece de valor diagnóstico pues conlleva una excesiva simplificación y una gran cantidad de solapamientos de los diferentes tipos de anillo entre los diversos grupos (ver también JOHNSTON, 1953). En algunos táxones la longitud relativa de cáliz y corola es un carácter con valor diagnóstico (BRAMWELL, 1972).

Androceo

Está compuesto por cinco estambres epipétalos, que se caracterizan por presentar unos filamentos generalmente glabros o subglabros. El patrón de zigomorfía floral se refleja también en el patrón de inserción de los estambres en la corola, especialmente en el grupo de especies mediterráneas. Dentro de él los estambres se disponen en tres grupos: el par adaxial (estambres 2 y 3), se

insertan en un punto de la corola más alto que el resto; los estambres 1 y 4 en un nivel intermedio; y el estambre 5 en un punto muy inferior al resto. Además de en el punto de inserción, el patrón de simetría se refleja también en la longitud de los filamentos estaminales y en el grado de ejerción de la corola. En este sentido, el par adaxial tiende a ser el que más sobresale de la corola. Además, una diferencia entre el quinto estambre y el resto es que es el único de los cinco que por lo general se encuentra unido a la corola mediante una membrana. En el caso de las especies insulares, la organización del androceo es más simple y las diferencias en la altura del punto de inserción menos evidentes (JOHNSTON, 1953).

En los táxones del subgénero *Fruticosa* los cinco estambres suelen estar bien exertos (excepto en el caso de *E. gentianoides*), mientras que en los táxones herbáceos (subgénero *Echium*) tres estambres suelen estar incluidos dentro de la corola y dos (los del par adaxial) ligeramente por fuera (DE COINCY, 1903; JOHNSTON, 1953; LEMS & HOLZAPFEL, 1968b; GIBBS, 1971). (JOHNSTON, 1953)

Según DE COINCY (1903) el nivel de inserción de los estambres en la corola es un carácter que tiene una gran importancia taxonómica en la delimitación de las especies. Sin embargo a juicio de BRAMWELL (1972) se trata de un carácter muy variable entre individuos, incluso dentro de una misma población. El color de los filamentos estaminales es variable, de blanco a púrpura o, incluso violeta. Siendo este un carácter con valor diagnóstico (GIBBS, 1971).

Gineceo

Está formado por un ovario profundamente tetralobado y un estilo simple, ginobásico y piloso (JOHNSTON, 1953). El estigma es bifido, de tipo seco y papiloso, con papilas unicelulares de forma ameboide (JOHNSTON, 1953;

HESLOP HARRISON, 1981; ver Capítulo 4, apartado 4.1.). En algún caso, el grado de separación de las ramas estigmáticas se ha empleado como carácter diagnóstico (BRAMWELL, 1972a). Por otro lado se considera que la morfología de las papilas podría tener valor diagnóstico (HESLOP-HARRISON, 1981; BUYS, 2001), pero es un extremo que no se ha confirmado.

Los *frutos* son núculas. Su forma es ovóide, con una quilla ventral prominente, y su color suelen ser marrón. Por lo general presentan una superficie bien desarrollada y esculpida (papilas, espinas), que en algunas especies resulta muy característica. Normalmente son indehiscentes, encontrándose fijadas al cáliz por su base.

Principales aspectos morfológicos de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*: identificación de los caracteres diagnósticos y de los problemas para su identificación

Para llevar a cabo este análisis nos hemos basado en los datos procedentes de las descripciones originales de estos táxones (WEBB, 1844 y 1867; & BERTHELOT, 1844; KUNKEL, 1976) y la revisión del género en Macaronesia realizada por BRAMWELL (1972a). Para ilustrarlo hemos elegido los excelentes dibujos que realizó Mary Anne Kunkel (KUNKEL & KUNKEL, 1979). En concreto, se trata de las láminas correspondientes a *E. decaisnei* (figura 7.1.2.), *E. callithyrsum* (figura 7.1.3.) y *E. onosmifolium* (figura 7.1.4.). Lamentablemente no hemos podido encontrar ningún dibujo similar de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Dada su similitud morfológica con la subespecie *onosmifolium*, la lámina de éste nos servirá como referencia para ilustrar ambos. No obstante, en el texto se subrayarán sus principales diferencias morfológicas.



Figura 7.1.2. *E. decaisnei*. Lámina realizada por Mary Anne Kunkel (KUNKEL & KUNKEL, 1979).



Figura 7.1.3. *E. callithyrsum*. Lámina realizada por Mary Anne Kunkel (KUNKEL & KUNKEL, 1979).

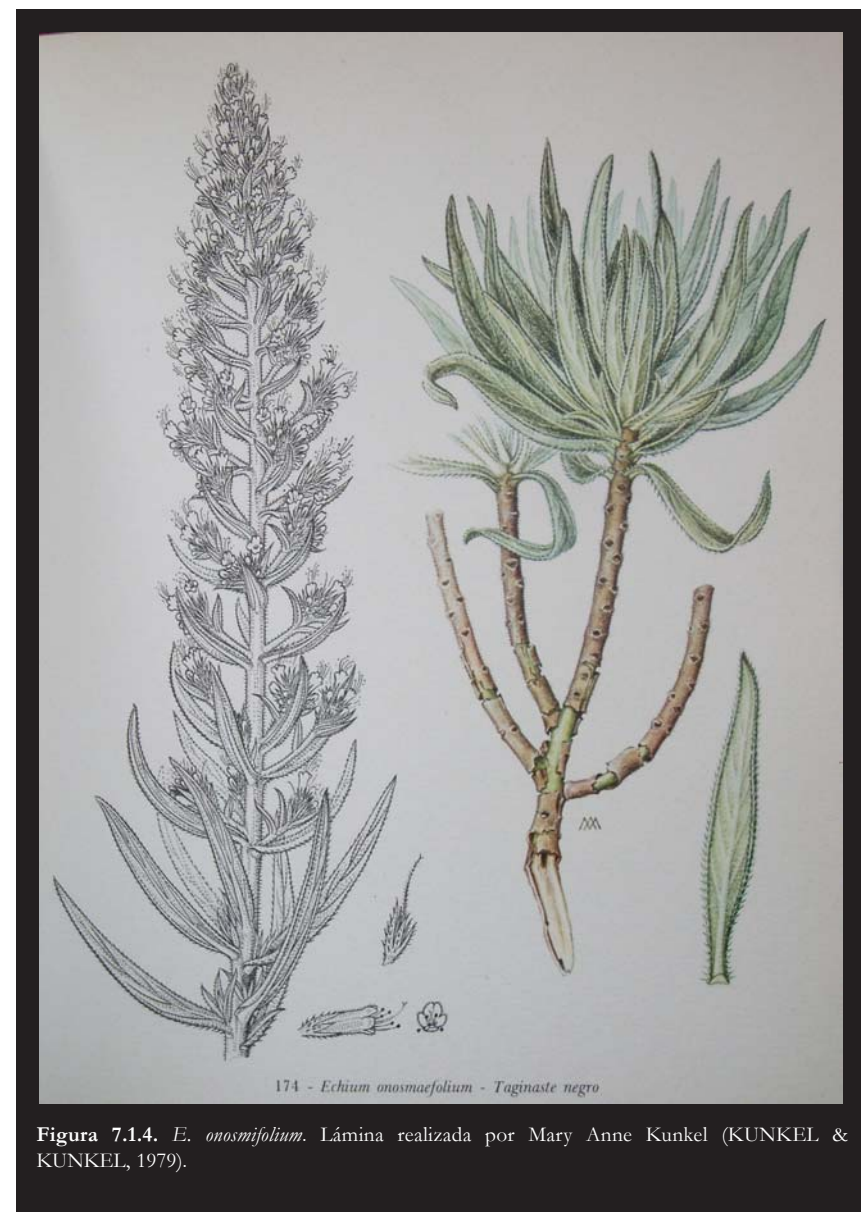


Figura 7.1.4. *E. onosmifolium*. Lámina realizada por Mary Anne Kunkel (KUNKEL & KUNKEL, 1979).

Los cuatro táxones son arbustos leñosos, de altura variable entre 30 y 200 cm, y ramificación en forma de candelabro. Dentro del grupo de los arbustos leñosos, BRAMWELL (1972a) distingue dos tipos en función de si el eje principal produce la primera inflorescencia, o si las primeras inflorescencias se producen en ramas laterales y el eje principal no florece, como mínimo, hasta la siguiente floración. Según el autor, las especies de la sección *Virescentia* pertenecen a este último grupo, pero nada dice de los táxones de la sección *Decaisnea*. De acuerdo con nuestras observaciones, *E. decaisnei* pertenecería al primer tipo: las inflorescencias de la primera floración (ver Capítulo 4, apartado 4.4.8.) se producen en el eje principal, mientras que las floraciones secundarias (segunda, tercera,...) se desarrollan sobre ramas laterales. De esta manera, el eje principal que no florece sigue creciendo y se ramifica. Cualquiera de los ejes principales de estas ramificaciones pueden a su vez florecer al año siguiente o no, repitiéndose el proceso. Gracias a este patrón de desarrollo es posible estimar la edad aproximada de estas plantas. Para ello se puede seguir el esquema propuesto en la figura 7.1.5.

Con respecto a los caracteres del tallo, los antecedentes bibliográficos prácticamente no aportan ninguna información. Según nuestras observaciones, en el caso de los tres táxones de *Virescentia* éste es de color marrón y la corteza se desprende en finas tiras longitudinales. Por el contrario en *E. decaisnei* es de color grisáceo y no se desprende en tiras (figura 7.1.6). Las ramas han sido descritas como de color pardo o marrón en el caso de *E. decaisnei* (BRAMWELL, 1972a) y color marrón a gris ceniza en *E. onosmifolium* (WEBB & BERTHELOT, 1844). No existe información sobre este aspecto en *E. callithyrsum* ni en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. De acuerdo con nuestras propias observaciones el aspecto de las ramas coincide con el del tallo. En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* son pilosas en mayor o menor medida, al menos cuando son jóvenes. De nuevo, se carece de esta información para *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

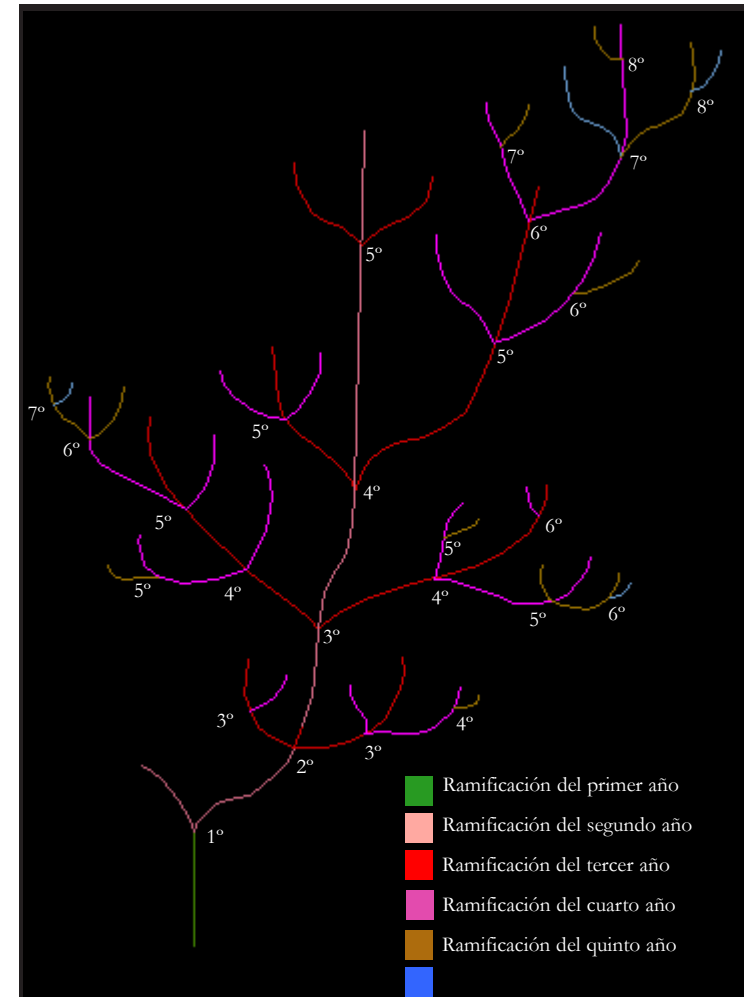


Figura 7.1.5. Cálculo de la edad de un individuo de *E. decaisnei* de acuerdo con su grado de ramificación. Los números representan los años en que se produjeron las ramificaciones. En el ejemplo del esquema el individuo tendría ocho años. A la hora de calcular la edad de un individuo se recomienda realizar diferentes estimaciones en varias de sus ramas principales, y promediar después los resultados (Diseño: Juan Manuel Mora Vicente)



Figura 7.1.6. Detalle del tronco y las ramas basales de *E. decaisnei* (a) y *E. callithyrsun* (b). La corteza de *E. decaisnei* es de color grisácea y no se desprende en tiras longitudinales. En *E. callithyrsun*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la corteza es de color marrón y sí se desprende en tiras longitudinales (obsérvese este detalle en la figura 7.1.3.).

Las hojas se disponen rosuladas, en el extremo de las ramas. Según los táxones, la forma varía entre linear a lanceolada u ovoidolanceolada. En *E. decaisnei*, *E. callithyrsun*, *E. onosmifolium*, las hojas poseen en general un ápice agudo y se encuentran cortamente pecioladas, con el limbo foliar atenuado en el peciolo. El ápice ha sido descrito como agudo en *E. decaisnei*, *E. callithyrsun* y *E. onosmifolium*.

Su tamaño oscila entre 4,5 y 20 cm de longitud y entre 1 y 4 cm de anchura, según los táxones. En el caso de *E. callithyrsun*, las medidas foliares de WEBB (1867) y BRAMWELL (1972a) mantienen entre sí una importante discrepancia. Su color está descrito como “verdoso” en el caso de *E. decaisnei*, “discolor” en el de *E. callithyrsun* y “verde oscuro en el haz” en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las diferencias en cuanto al tipo de nerviación y el tipo de indumento no son demasiado claras dentro del grupo *Virescentia*. Sin embargo, en este sentido *E. decaisnei* se diferencia claramente de él porque presenta un indumento muy típico, formado por espinas esparcidas a lo largo del limbo foliar, manteniéndose glabra el resto de su superficie.

Con respecto a las dos subespecies de *E. onosmifolium* KUNKEL (1976) estima que sus principal diferencia radica en el mayor tamaño y la forma más ancha que tienen las hojas de la subespecie *spectabile*. Además, en el caso de la subespecie *onosmifolium* las hojas son algo revolutas en el margen.

Las inflorescencias son grandes. Según los antecedentes su tamaño oscila entre 10 y 20 cm de longitud. Con respecto a su forma no existe un claro consenso entre los autores con respecto a *E. decaisnei*, mientras que en el caso de los táxones de *Virescentia* ésta se define como cilíndrica.

El tipo de cincino es un carácter que no se recoge en ninguna de las descripciones originales. BRAMWELL (1972a) indica sin embargo que su carácter simple en *E. decaisnei* y bífido en *E. callithyrsun*, aunque no dice nada con respecto

a las dos subespecies de *E. onosmifolium*. En el caso de *E. callithyrsum* WEBB (1867) señala que el tirso principal generalmente se encuentra circundado en su base por otros menores. También KUNKEL (1976) describe en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la existencia de ramificaciones en la parte inferior del tirso principal.

Con respecto a la densidad con que se disponen los cincinos a lo largo del eje principal de la inflorescencia, destaca la falta de precisión de las descripciones y/o de acuerdo entre los autores. Así, mientras que BRAMWELL (1972a) describe esta estructura en *E. decaisnei* como “densa”, para WEBB (1844) es “poco densa”. Los cincinos son bracteolados. En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* las brácteas han sido descritas como sésiles, lineares y cuya longitud es menor que la de los cincinos. No existen datos para *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* pero, según nuestras observaciones, su forma es similar a la descrita para los anteriores táxones.

Las flores son sésiles o subsésiles. Sólo en el caso de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* se indica que su disposición secundiflora, aunque este carácter es común en *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sólo se ofrecen descripciones relativas a la forma y longitud de las bracteolas en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* (WEBB, 1984; WEBB & BERTHELOT, 1844). En ambos casos son de tipo más bien linear pero existen diferencias con respecto a la longitud relativa de dicha bráctea y la del cáliz.

Con respecto al cáliz se observan ciertas diferencias entre táxones. En concreto, *E. decaisnei* se diferenciaría de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* porque sus lacinas tienen una forma más ovada (no se dispone de esta información para *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*). Asimismo, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se puede diferenciar de la subespecie *onosmifolium* porque su cáliz tiene un tamaño menor (ver figura 7.1.7.).

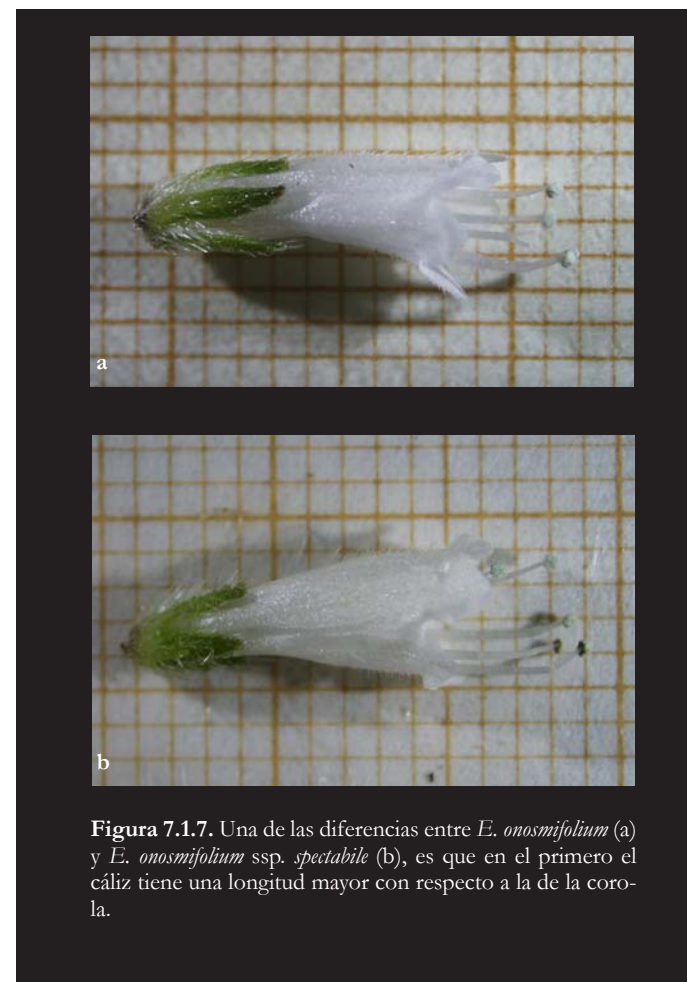


Figura 7.1.7. Una de las diferencias entre *E. onosmifolium* (a) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (b), es que en el primero el cáliz tiene una longitud mayor con respecto a la de la corola.

Con respecto al tipo indumento, existen diferencias claras entre *E. decaisnei* y el par *E. callithyrsum*- *E. onosmifolium*. Estos últimos parece que comparten un mismo tipo de indumento, algo más denso en el segundo que en el primero. De nuevo, se carece de esta información para *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Tanto en *E. decaisnei* como en *E. callithyrsum* el cáliz es acrescente durante la fructificación, mientras que en las dos subespecies de *E. onosmifolium* el cáliz es, por el contrario, inmutable (ver Capítulo 4, apartado 4.5.7.).

La corola presenta múltiples diferencias entre los cuatro táxones. En primer lugar existen diferencias relativas a la forma. En concreto, *E. decaisnei* se diferencia claramente de los tres táxones de *Virescentia* porque su corola es más ancha. Dentro de este grupo parece que *E. onosmifolium* podría diferenciarse de la de *E. callithyrsum* por su tubo más estrecho y de nuevo no existen datos con respecto a *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. También se encuentran diferencias en el tamaño de la corola. Según las medidas realizadas por los diferentes autores el tamaño de la corola sería mayor, por este orden, en *E. callithyrsum*, *E. decaisnei*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. También se observan algunas diferencias con respecto a la forma de los lóbulos.

En estos tres táxones el anillo basal está descrito como muy pobremente desarrollado y, en el caso de las dos especies de *Virescentia*, es pubescente. No existe información disponible sobre estas variables para *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Con respecto al androceo sólo se dispone de información para *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*. En todos ellos se describen como glabros y, en la mayoría de los casos, exertos. En relación con el gineceo, tenemos que lamentar de nuevo la falta de información relativa a *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En los otros tres táxones los autores coinciden en describir un estilo exerto, piloso y un estigma bífido. Las únicas biometrías que existen con respecto a estos

caracteres son las que ofrece BRAMWELL (1972a) sobre la longitud del estigma en *E. decaisnei*.

En todos los casos, las núculas son básicamente marrones, variando el matiz de este color según los táxones. Sus principales diferencias radican en el ornamento. Como hemos podido comprobar en el Capítulo 6 (apartado 6.4.8.) también existen ciertas diferencias con respecto a su peso fresco.

7.2. OBJETIVOS

En el presente capítulo se plantean los siguientes objetivos:

1. Describir cuantitativamente los principales caracteres biométricos de la flor, la inflorescencia, la hoja y el individuo, de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.
2. Sobre este conjunto de caracteres:
 - 2.a. Definir las principales similitudes y diferencias entre táxones.
 - 2.b. Determinar aquéllos caracteres que poseen una mayor importancia diagnóstica para la diferenciación de estos táxones y, especialmente, de las dos subespecies de *E. onosmifolium*.
 - 2.c. Conocer si dentro de cada taxon existen diferencias entre las formas sexuales hermafrodita y femenina.
3. A partir de la información obtenida, contribuir a mejorar la descripción de cada una de estas especies, y en especial, la de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

7.3. MATERIAL Y MÉTODOS

Este estudio consta de tres partes principales, una centrada en los caracteres de la flor, otra en los de la inflorescencia y una tercera en los caracteres foliares. En todas ellas se ha aplicado una misma metodología, que es la que describiremos a continuación. Antes queremos señalar que, además de estas variables, en el presente capítulo se considerarán también la *altura* (*LID*) y el *diámetro medio* (*D-ID*) de los individuos. El material y métodos empleados para cuantificarlas, así como el análisis de datos realizado a partir de ellas se detallan en el Capítulo 6, apartado 6.3.1. En este capítulo se discutirán dichos resultados desde un punto de vista exclusivamente morfológico.

En la selección de variables se han tenido en cuenta aquéllas que de acuerdo con los antecedentes bibliográficos (ver introducción) se considera que tienen valor diagnóstico, y también aquéllas otras que según nuestras observaciones podrían tenerlo. El conjunto de variables consideradas (68 en total), se detalla en la tabla 7.3.1. Tras una serie de prospecciones previas pudimos comprobar que su variabilidad era mucho mayor entre individuos, de una misma población o de poblaciones diferentes, que dentro de un mismo individuo (MALO *et al.*, 1995). Por lo tanto y con el fin de representar la máxima variabilidad presente en cada taxon, se optó por muestrear el mayor número posible de poblaciones, lo cual supuso una disminución del número de individuos muestreados por población.

Muestreo de las poblaciones naturales y toma de datos biométricos

Muestreos y biometrías florales

Dadas las importantes diferencias morfológicas que existen entre las flores hermafroditas y pistiladas, el estudio básico de la morfología floral de estos táxones se centra exclusivamente en las primeras.

El estudio se realizó principalmente durante los años 2002 y 2003, sobre material procedente de 32 poblaciones naturales (14 *E. decaisnei*, 8 *E. callithyrsum*, 7 *E. onosmifolium* y 3 *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*). En ellas, se muestrearon un total de 505 individuos (211 *E. decaisnei*, 137 *E. callithyrsum*, 111 *E. onosmifolium* y 45 *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*). El número de individuos muestreados por población se detalla en el Anexo VI- tabla 7.3.2.

En cada población los muestreos se realizaron durante el pico de floración. La selección de los individuos fue aleatoria. De cada uno de ellos se recolectaron al menos cinco flores frescas en un estadio 5 de su desarrollo (ver Capítulo 4, apartado 4.4.3.). Estas muestras se guardaron en botes de plástico debidamente identificados que fueron transportados en una nevera de campo hasta los laboratorios del Jardín Botánico *Viera y Clavijo*. Una vez allí, se conservaron a 4 °C hasta el momento de su preparación, no más tarde de 24 horas después. Debemos señalar que las flores de estas especies presentan numerosas dificultades para su estudio en fresco. Tras probar diferentes sistemas, el que mejor resultado nos dio es el que acabamos de explicar. Desaconsejamos el uso de bolsas de plástico y el traslado de las flores a temperatura ambiente, porque en estas condiciones las flores se suelen marchitar con enorme rapidez. A 4°C y guardadas en botes cerrados, pueden conservar su aspecto fresco hasta 3 días. Diversas pruebas realizadas a -20°C y -80°C han demostrado que según se des-

Tabla 7.3.1. Conjunto de variables consideradas para el estudio morfológico de los táxones.

Tipo variable	Nombre variable	Abreviatura	Tipo variable	Nombre variable	Abreviatura	
Caracteres reproductivos			Caracteres vegetativos			
Flor			Tamaño hojas			
- Cáliz	Anchura de la base	Ab2		Longitud máxima	L-H	
	Anchura de los sépalos	Ase1 a Ase5		Anchura máxima	A-H	
	Longitud de los sépalos	Ls1 a Ls5		Longitud peciolo-I	L-PEC1	
	Grado de fusión de los sépalos	Lx1 a Lx5		Longitud peciolo-II	L-PEC2	
				Grado de asimetría en la base del limbo foliar	P1rsP2	
- Corola	Anchura de la base	Ab		Longitud relativa del peciolo con respecto a la longitud total de la hoja	Lrpec	
	Longitud del tubo de la corola	Lt1 a Lt5		Grado de linealidad foliar	Lineal	
	Anchura de la corola en la base de los lóbulos	At				
	Anchura de los lóbulos	Al1 a Al5		Tamaño individuo	Altura	L-ID
	Longitud de los lóbulos	Ll1 a Ll5			Diámetro medio	DS-ID
	Diámetros frontales	D1 y D2				
	Diámetro frontal medio	Medcor				
	Grado de tubularidad de la corola	Tubo				
- Androceo	Altura del punto de inserción de los estambres	Li1 a Li5				
	Longitud de los filamentos estaminales	Le1 a Le5				
- Gineceo	Longitud del gineceo	Lte				
	Longitud de las ramas estigmáticas	Lre1 y Lre2				
	Longitud media de las ramas estigmáticas	Medltre				
	Longitud relativa del estigma con respecto a la total del gineceo	Propgine				
- Otras	Longitud relativa corola- cáliz	Lgcoca				
Inflorescencia						
	Longitud máxima	L-IF				
	Diámetro mayor	D-IF				
	Número de flores por cincino	FL-CC				
	Número de cincinos por inflorescencia	CC-IF				
	Densidad de cincinos por inflorescencia	DCC-IF				
	Número de flores por inflorescencia	FL-IF				

congelan, las flores se marchitan casi instantáneamente, quedando prácticamente inservibles para su estudio.

De cada individuo (bote) se seleccionó una flor. Esta flor fue diseccionada longitudinalmente siguiendo la línea que une la escotadura de los lóbulos gemelos con la base de la corola (figura 4.3.2.). Si al llegar al cáliz esta línea atravesaba un sépalo, éste era retirado hacia la izquierda y se proseguía la disección por el punto de fusión con el sépalo de su derecha. Los distintos verticilos florales fueron colocados y pegados con tiras de cinta adhesiva sobre papel milimetrado, siempre con la cara externa sobre el papel, y procurando extenderlos tanto como fuera posible para facilitar su medición. Inmediatamente después las flores fueron escaneadas en fresco (EPSON GT-9600) a una resolución de 720 p.p.p. La denominación de las diferentes zonas de la flor se ha realizado siguiendo las consideraciones expuestas en el Capítulo 4, apartado 4.3.

Se realizaron un total de 48 medidas por flor: 16 en el cáliz, 19 en la corola, 10 en el androceo y 3 en el gineceo. A continuación se detalla cada una de ellas:

- *Cáliz* (figura 7.3.1.):

- *Anchura de la base* (Ab2): longitud de la base del cáliz medida en la zona que rodea al ovario
- *Anchura de los sépalos* (Ase): medido en la zona más ancha de cada uno de ellos (Ase₁, Ase₂, Ase₃, Ase₄, Ase₅).
- *Longitud de los sépalos* (Ls): distancia desde la base del cáliz hasta el ápice, medida en cada uno de ellos (Ls₁, Ls₂, Ls₃, Ls₄, Ls₅).

- *Grado de fusión de los sépalos* (Lx): longitud desde la base del cáliz hasta cada punto de separación de dos sépalos (Lx₁, Lx₂, Lx₃, Lx₄, Lx₅).

- *Corola* (figura 7.3.2.):

- *Anchura de la base* (Ab): medida de la longitud de la base de la corola.
- *Longitud del tubo de la corola en los pétalos* (Lt): distancia desde la base de la corola hasta la base del lóbulo, medida en el centro del pétalo (Lt₁, Lt₂, Lt₃, Lt₄, Lt₅).
- *Anchura de la corola en la base de los lóbulos* (Al): medida del ancho de la corola a la altura de la base de los lóbulos.
- *Anchura de los lóbulos* (Al): medida en la zona más ancha de cada uno de ellos (Al₁, Al₂, Al₃, Al₄, Al₅).
- *Longitud de los lóbulos* (Ll): medida desde la base hasta el ápice del lóbulo (Ll₁, Ll₂, Ll₃, Ll₄, Ll₅).
- *Diámetros frontales de la corola* (D1 y D2). La descripción de estas variables, así como el material y métodos empleados para determinarlas, se encuentran detallados en el Capítulo 5, apartado 5.3.1.

- *Androceo* (figura 7.3.3.):

- *Altura del punto de inserción de los estambres* (Li): distancia desde la base de la corola hasta el punto más distal de inserción de cada estambre (Li₁, Li₂, Li₃, Li₄, Li₅). La selección del punto más distal y no del más proximal se basa en que, según CORBET & DELFOSSE (1984), esta medida es la que determina la distancia mínima de acercamiento de los insectos al néctar.



Figura 7.3.1. Medidas biométricas realizadas en el cáliz (fotografía: *E. decaisnei*): anchura de la base (Ab2); anchura de los sépalos (Ase); longitud de los sépalos (Lz); grado de fusión de los sépalos (Lx).

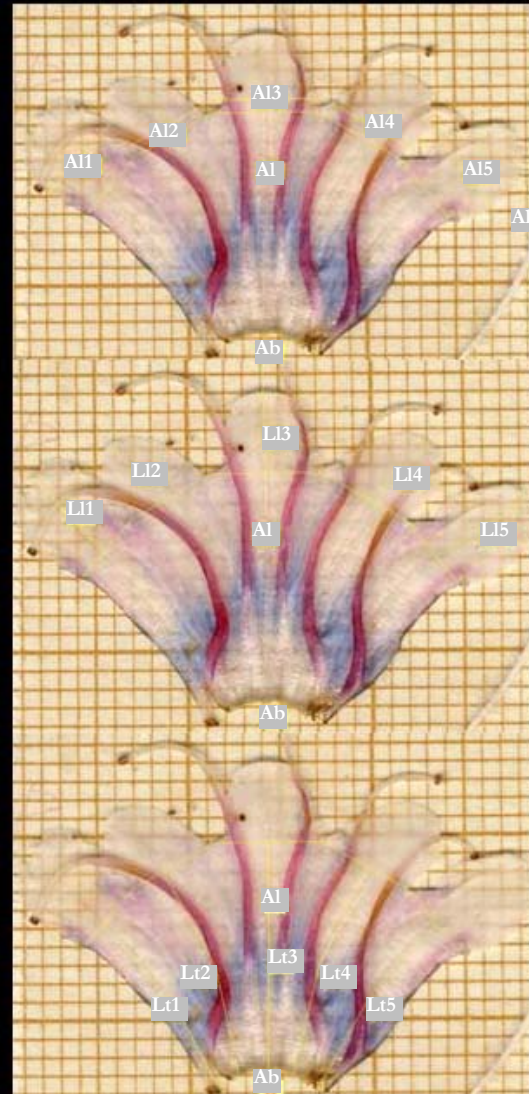


Figura 7.3.2. Medidas biométricas realizadas en la corola (fotografía: *E. decaisnei*): anchura de la base (Ab); longitud del tubo de la corola en los pétalos (Lt); anchura de la corola en la base de los lóbulos (Al); anchura de los lóbulos (Li); longitud de los lóbulos (Ll).

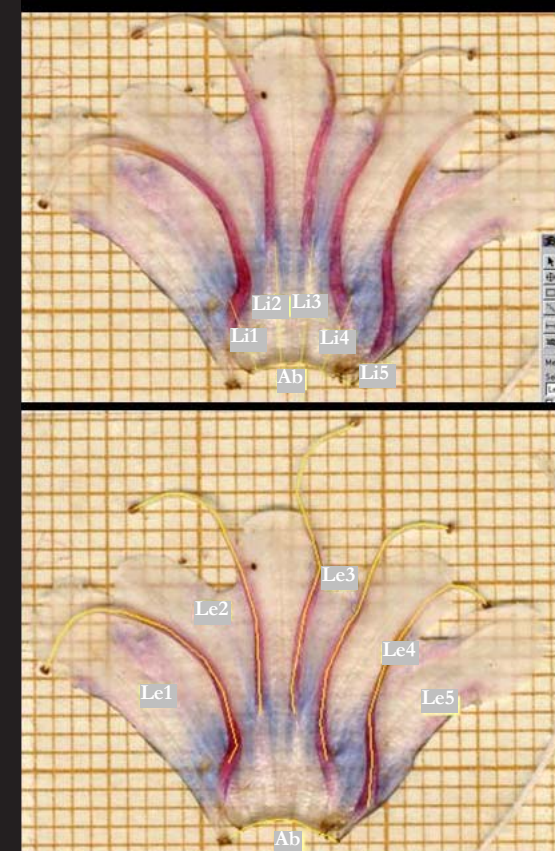


Figura 7.3.3. Medidas biométricas realizadas en el androceo (fotografía: *E. decaisnei*): altura del punto de inserción de los estambres (Li); longitud de los filamentos estaminales (Le).

- *Longitud de los filamentos estaminales (Le)*: medida de cada estambre desde el punto de inserción en la corola hasta el punto de unión con la antera (*Le1*, *Le2*, *Le3*, *Le4*, *Le5*).

- *Gineceo* (figura 7.3.4.):

- *Longitud del gineceo (Lte)*: medida desde la base del estilo hasta la superficie de la rama estigmática más larga.

- *Longitud de las ramas estigmáticas (Lre1, Lre2)*: distancia desde el punto de separación en el estilo hasta el ápice de las mismas. Se han medido sin un orden determinado ya que no se han establecido criterios para diferenciar las dos ramas estigmáticas de manera sistemática.

A partir de estas variables, para cada individuo se han calculado las siguientes:

- *Grado de tubularidad de la corola (tubo)*: cociente entre el promedio de la longitud del tubo de la corola en los cinco sépalos y la diferencia entre la anchura de la corola medida en la base de los lóbulos y en la base propiamente dicha. Realmente se trata una medida del grado de “tronconismo” de estas especies.

$$tubo = (Sm \ Lt/5) / (At - Ab) (*)$$

- *Diámetro medio de los dos diámetros frontales de la corola (medcor)*. Se ha calculado empleando exclusivamente los datos procedentes de las flores en estadio 5.

$$medcor = (D1 + D2) / 2$$

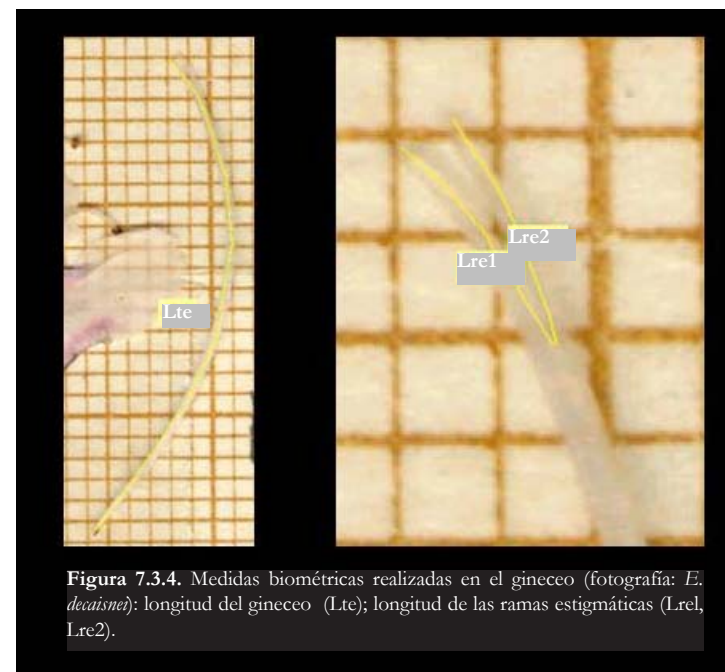


Figura 7.3.4. Medidas biométricas realizadas en el gineceo (fotografía: *E. decussata*): longitud del gineceo (*Lte*); longitud de las ramas estigmáticas (*Lre1*, *Lre2*).

(*) NOTA: por problemas con el programa de maquetación, no ha sido posible emplear el símbolo universal de sumatorio. En su lugar hemos empleado “Sm”.

- *Longitud relativa de corola y cáliz (lgcoca)*: cociente entre la longitud media del tubo de la corola y la longitud media del cáliz:

$$lgcoca = Sm Lt / Sm Lc (*)$$

- *Longitud media de las ramas estigmáticas (medlre)*. Calculado como promedio de ambas variables:

$$medlre = (Lre1 + Lre2) / 2$$

- *Longitud relativa del estigma en relación con la longitud total del gineceo (propgine)*: cociente entre la longitud media de las ramas estigmáticas y la longitud total del gineceo, expresado en tanto por ciento.

$$propgine = 100 \times (medlre / Lte)$$

Muestreos y biometrías de la inflorescencia

Las variables consideradas para caracterizar la inflorescencia fueron: longitud (LIF), diámetro mayor (DIF), densidad de cincinos (DCC-IF), número de flores por cincino (FLCC), número de cincinos por inflorescencia (CCIF) y número de flores por inflorescencia (FLIF). El material y métodos empleados para cuantificarlas se detallan en el Capítulo 6, apartado 6.3.1. Además de ellas, en el presente capítulo analizaremos el grado de alargamiento de la inflorescencia (LIF/DIF), calculado como el cociente entre la longitud y el diámetro mayor de la inflorescencia.

De manera complementaria, en la discusión se incluyen algunas observaciones acerca de la estructura de la inflorescencia y, concretamente, sobre los tipos de cincinos y la presencia o no de ramificaciones basales.

Muestreos y biometrías foliares

Se han muestreado un total de 23 poblaciones naturales (7 *E. decaisnei*, 8 *E. callithyrsum*, 5 *E. onosmifolium* y 3 *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*) y 393 individuos (144 *E. decaisnei*, 128 *E. callithyrsum*, 63 *E. onosmifolium* y 58 *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*), de los que 256 eran hermafroditas (95 *E. decaisnei*, 95 *E. callithyrsum*, 34 *E. onosmifolium* y 32 *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*) y 71 femeninos (19 *E. decaisnei*, 22 *E. callithyrsum*, 24 *E. onosmifolium* y 4 *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*). El número de individuos muestreados por población se detalla en el Anexo VI- tabla 7.3.2.

Los muestreos se realizaron a lo largo de los años 2002 y 2003, simultáneamente con los destinados a la recolección de flores. En cada población se seleccionaron un promedio de entre 10 y 20 individuos. Dado que en cada planta se pueden encontrar hojas en distintos grados de desarrollo y, por lo tanto, de tamaños muy distintos, se decidió muestrear sólo aquéllas de mayor talla. Esto nos permitiría, por un lado, estandarizar la toma de medidas foliares y, por otro, disponer de información sobre el tamaño máximo que pueden alcanzar las hojas. Finalmente en cada uno de los individuos seleccionados se recolectó una hoja, aquélla que representaba la talla media del conjunto de las hojas de mayor tamaño de dicho individuo.

Tras su recolección, las hojas se fijaron con cinta adhesiva sobre un papel y se escanearon en fresco (EPSON GT-9600) a una resolución de 720 p.p.p. Sobre estas imágenes y empleando el programa de análisis de imagen Olympus Micro-Image 4.0. (opción *trazo* de las *medidas manuales*), se realizaron las siguientes medidas (figuras 7.3.5. y 7.3.6.):

- *Longitud máxima de las hojas (LH)*: longitud medida desde la base del peciolo hasta el ápice del limbo foliar.

- *Anchura máxima de las hojas* (AH): medida en la zona más ancha del limbo foliar.
- *Longitud del peciolo-I* (L_{pec1}): longitud desde la base del peciolo hasta el comienzo del limbo foliar, medido a la derecha sobre el haz.
- *Longitud del peciolo-II* (L_{pec2}): longitud desde la base del peciolo hasta el comienzo del limbo foliar, medido a la izquierda sobre el haz.

A partir de estas variables, para cada individuo, se han calculado las siguientes:

- *Grado de asimetría del peciolo* ($P1vsP2$): valor absoluto de la diferencia de las dos medidas del peciolo:

$$P1vsP2 = |L_{pec1} - L_{pec2}|$$

- *Longitud relativa del peciolo con respecto a la longitud total de la hoja* (Lr_{pec}): calculado como el cociente entre la longitud media del peciolo entre la longitud total de la hoja, expresado en tanto por ciento:

$$Lr_{pec} = 100 \times [(L_{pec1} + L_{pec2}) / 2LH]$$

- *Grado de linearidad foliar* ($Lineal$): calculado como el cociente entre la longitud foliar y su anchura:

$$Lineal = LH / AH$$

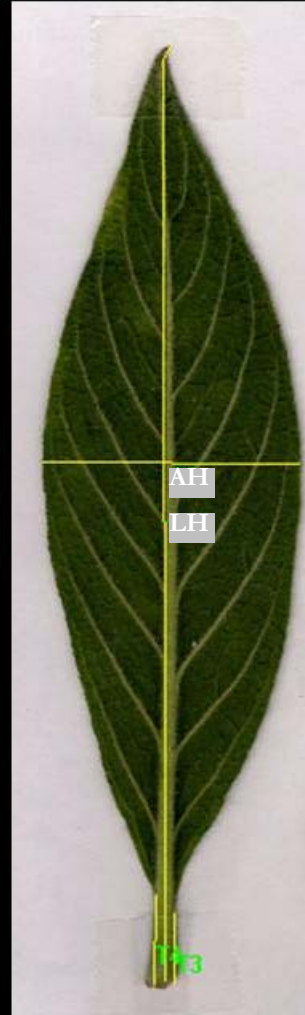


Figura 7.3.5. Medidas biométricas realizadas en la hoja (fotografía: *E. callithyrsum*).



Figura 7.3.6. Medidas biométricas realizadas en la hoja (fotografía: *E. callithyrsum*). Detalle de las medidas del peciolo.

Detección de los caracteres con valor diagnóstico

Para cada una de las anteriores variables se han calculado los estadísticos descriptivos por táxones (Capítulo 2, apartado 2.4.4.). En el caso de las variables florales las únicas excepciones fueron las medidas relativas a la longitud de las ramas estigmáticas (*Lre1* y *Lre2*), analizadas exclusivamente a través de su promedio (*medlre*).

A partir de las medias por táxones se han realizado análisis de componentes principales (ACP) para determinar cuáles de estas variables poseen valor diagnóstico. En concreto se han realizado tres ACPs, uno para los caracteres florales, otro para los de la inflorescencia y un tercero con los caracteres foliares:

- *ACP de los caracteres florales*. En total se incluyeron un total de 49 variables (todas salvo la longitud de las ramas estigmáticas -*Lre1* y *Lre2*-, y los diámetros frontales de la corola -*D1* y *D2*-, representadas a través de sus variables promedio -*medlre* y *medcor*-) y 30 poblaciones (14 *E. decaisnei*; 6 *E. callithyrsum*; 7 *E. onosmifolium* y 3 *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*). La ausencia de datos sobre el diámetro frontal de la corola en las poblaciones de *Utáca* (ECUU) y *Valsendero* (ECVAL), ambas pertenecientes a *E. callithyrsum*, justifican su no inclusión en estos análisis.
- *ACP de los caracteres de la inflorescencia*. Se han analizado conjuntamente las siete variables consideradas en la inflorescencia, en un total de 21 poblaciones (8 *E. decaisnei*; 5 *E. callithyrsum*; 6 *E. onosmifolium* y 2 *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*). Teniendo en cuenta la poca importancia de las diferencias encontradas entre las inflorescencias de individuos hermafroditas y femeninos (ver Capítulo 6, apartados 6.5.2.3.), para este análisis se han considerado ambas conjuntamente.

- *ACP de los caracteres foliares*. Se han analizado conjuntamente las siete variables cuantificadas en las 23 poblaciones naturales muestreadas. No se han establecido diferencias entre individuos hermafroditas y femeninos.

El programa empleado para realizar estos análisis ha sido STATISTICA vs. 6.0 de Statsoft Inc.

Estudio morfológico comparado de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*

Tras analizar los resultados de los ACPs se seleccionaron aquellas variables con valor diagnóstico. De cada una de ellas se realizó un doble estudio comparado de:

1. Las similitudes/ diferencias existentes entre táxones, siguiendo para ello las pautas que se detallan en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.). En el caso de las variables florales sólo se han considerado las flores hermafroditas, mientras que para las comparaciones de inflorescencia y hojas se han analizado conjuntamente los datos de individuos hermafroditas y femeninos.
2. Las similitudes/ diferencias que dentro de cada taxon existen entre individuos hermafroditas y femeninos. Los muestreos para recolectar flores femeninas se realizaron de manera simultánea a los de la flor hermafrodita, sobre las mismas poblaciones y empleando el mismo método. Se muestrearon un total de 152 individuos (61 *E. decaisnei*, 24 *E. callithyrsum*, 42 *E. onosmifolium* y 25 *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*), procedentes de 29 poblaciones naturales (13 *E. decaisnei*, 6 *E. callithyrsum*, 7 *E. onosmifolium* y 3 *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, Anexo VI-tabla 7.3.2.). A partir del material recolectado se realizó un estudio biométrico, similar al descrito para la flor hermafrodita. En el caso de las hojas, el material recolectado (ver apartado 7.3.1.3.) fue separado en dos grupos en función del

sexo de los individuos al que pertenecían y se procedió al análisis comparado de los mismos. En los dos casos se calcularon los estadísticos descriptivos correspondientes al grupo de flores/ hojas hermafroditas y/o femeninos, y se contrastaron estadísticamente las diferencias entre ambos. Este análisis se realizó de manera independiente para cada taxon, siguiendo el método que se detalla en el Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

Con respecto a las variables de la inflorescencia, excepto para el *grado de alar-gamiento* ambos estudios se realizaron en el capítulo anterior y sus resultados se detallan en los apartados 6.4.2. a 6.4.5..

En el caso de las variables florales se llevó a cabo un estudio complementario para determinar si existen diferencias significativas entre las variables empleadas para cuantificar un mismo órgano floral (p.e. entre el grupo de las que cuantifican la longitud del tubo de la corola, *Lt1-5*). Este estudio se realizó de manera independiente para cada taxon, empleando exclusivamente flores hermafroditas. Para reducir el número de variables a comparar, se ha aprovechado que estas flores presentan simetría bilateral (ver apartado 7.1.) y por ello sólo se han comparado las variables correspondientes a una de sus mitades simétricas (en concreto la que corresponde a los elementos 3, 4 y 5 -ver figuras 7.3.1. a 7.3.3.-).

7.4. RESULTADOS

7.4.1. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES FLORALES EN LA FLOR HERMAFRODITA

7.4.1.1. Análisis de Componentes Principales

De los 29 factores extraídos, los tres primeros retienen un total de 45,95 variables y el 93,78% de la varianza total: el factor 1 retiene un promedio de 40,96 variables y el 83,59% de la varianza; el factor 2 retiene 3,11 variables y el 6,35% de la varianza; finalmente, el factor 3 retiene 1,88 variables y el 3,83% de la varianza.

Con respecto al factor 1, la mayoría de las variables (39 de las 49 analizadas) presentan unos valores de correlación superiores a 0,9. La contribución individual de cada una de estas variables a la varianza total de dicho factor es bastante homogénea (entre 0,021 y 0,024), y sus comunalidades son muy elevadas (en todos los casos mayores que 0,85). En conjunto, la contribución de estas variables supone el 88% de la varianza total de este factor (Anexo VI- tabla 7.4.1.).

De las diez variables restantes, seis (*Lx3*, *Lx4*, *Lt6*, *tubo*, *medlre*, *lgcoca*) tienen unos valores de correlación iguales o superiores a 0,8. Su contribución individual a la varianza oscila entre 0,16 y 0,19. Sus comunalidades son menores que en el caso anterior, pero siempre superiores al 0,64. En conjunto, la contribución de estas variables a la varianza total del factor 1 es del 10,2% (Anexo VI- tabla 7.4.1.).

Todas estas variables, excepto *tubo* y *lgcoca*, representan el tamaño de diferentes partes de la flor. Dado que en la inmensa mayoría de los casos estas variables mantienen unos elevados valores de correlación entre sí (mayores que |0,7| y de signo positivo en todos ellos excepto en el de la variable *lgcoca*; Anexo VI-

Tabla 7.4.3. Coordenadas de las poblaciones con respecto a los factores 1 a 3, correspondientes al ACP sobre los caracteres florales de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estos datos representan la correlación de cada una de las poblaciones con los distintos factores. Los códigos de las poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

Tx/ Pob	Factor 1	Factor 2	Factor 3
EDA	8,810	0,010	1,410
EDAG	9,550	-2,660	-1,910
EDAGÜ	8,130	0,120	0,580
EDAY	9,020	-0,780	-1,880
EDAZ	9,440	-1,140	-1,030
EDB	2,420	3,410	-0,130
EDC	5,820	-4,070	1,400
EDCA	9,130	0,380	1,000
EDHP	6,740	-0,830	-1,030
EDM	1,430	2,710	0,600
EDPA	3,990	1,340	2,890
EDSO	6,270	2,560	0,100
EDT	4,370	2,260	0,110
EDV	2,060	2,540	1,380
<i>E. callithyrsum</i>			
ECH	-2,260	-0,940	-1,510
ECLA	-2,990	0,090	-0,880
ECMO	-4,820	-0,310	-1,880
ECT	-4,350	-0,710	-1,010
ECUANT	-3,510	0,160	-2,410
ECUARI	-3,360	0,580	-1,940
<i>E. onosmifolium</i>			
EOA	-4,640	-1,770	1,180
EOAP	-7,060	-0,040	1,680
EOCG	-4,480	-1,860	1,260
EOCH	-6,000	-3,130	1,900
EOI	-7,420	-0,600	0,960
EOBIN	-7,430	0,190	0,140
EOTAI	-5,370	-0,690	0,760
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>			
EOSC	-7,030	1,010	-0,730
EOSGG	-7,280	-0,060	-0,390
EOSP	-9,190	2,200	-0,620

tabla 7.4.2.), se puede deducir que el factor 1 representa el tamaño de la flor. El signo positivo de la correlación de estas variables (excepto *lgoca*) sobre este factor indica un sentido creciente del tamaño floral hacia el extremo positivo de dicho eje.

La disposición de los distintos casos (poblaciones naturales) con respecto al factor principal (tabla 7.4.3.), permite distinguir dos grandes grupos (figura 7.4.1.): uno formado por todas las poblaciones de *E. decaisnei*, a la derecha del eje, y otro constituido por las poblaciones de los tres táxones de *Virescentia*, en el lado izquierdo. Dentro de este último grupo, se observa a su vez la existencia de un gradiente en el que las poblaciones de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se sitúan en el extremo izquierdo, las de *E. callithyrsum* en el extremo derecho, y las de *E. onosmifolium* ocupan la zona central, pero algo más próximas a las de la subespecie *spectabile*.

En relación con el factor 2, sólo 3 de las 49 variables analizadas muestran un valor de correlación elevado (mayor que $|0,77|$) con este factor. Se trata de las variables que representan la longitud del punto de inserción de los estambres 1, 4 y, sobre todo, 5 (Li_1 , Li_4 y Li_5). La contribución individual de cada una de estas tres variables es superior a 0,20, y en su conjunto supone el 67,6% de la varianza total de este factor (Anexo VI- tabla 7.4.1.). Por lo tanto, el factor 2 representa el punto de inserción de los estambres 1, 4 y 5.

Las comunalidades son casi siempre muy elevadas, con valores superiores a 0,9 en 39 variables, mayores que 0,8 en 5 variables y mayores que 0,7 en otras dos (Anexo VI- tabla 7.4.1.). Sólo en la variable *propgine* el valor de la comunalidad es muy bajo (0,19). En el caso de las tres variables con un mayor peso en este factor (Li_1 , Li_4 y Li_5) el valor de su comunalidad es de 0,89.

La correlación de Li_1 , Li_4 y Li_5 con el resto de las variables es muy baja, especialmente en el caso de Li_1 y Li_5 . En ambas variables dicha correlación

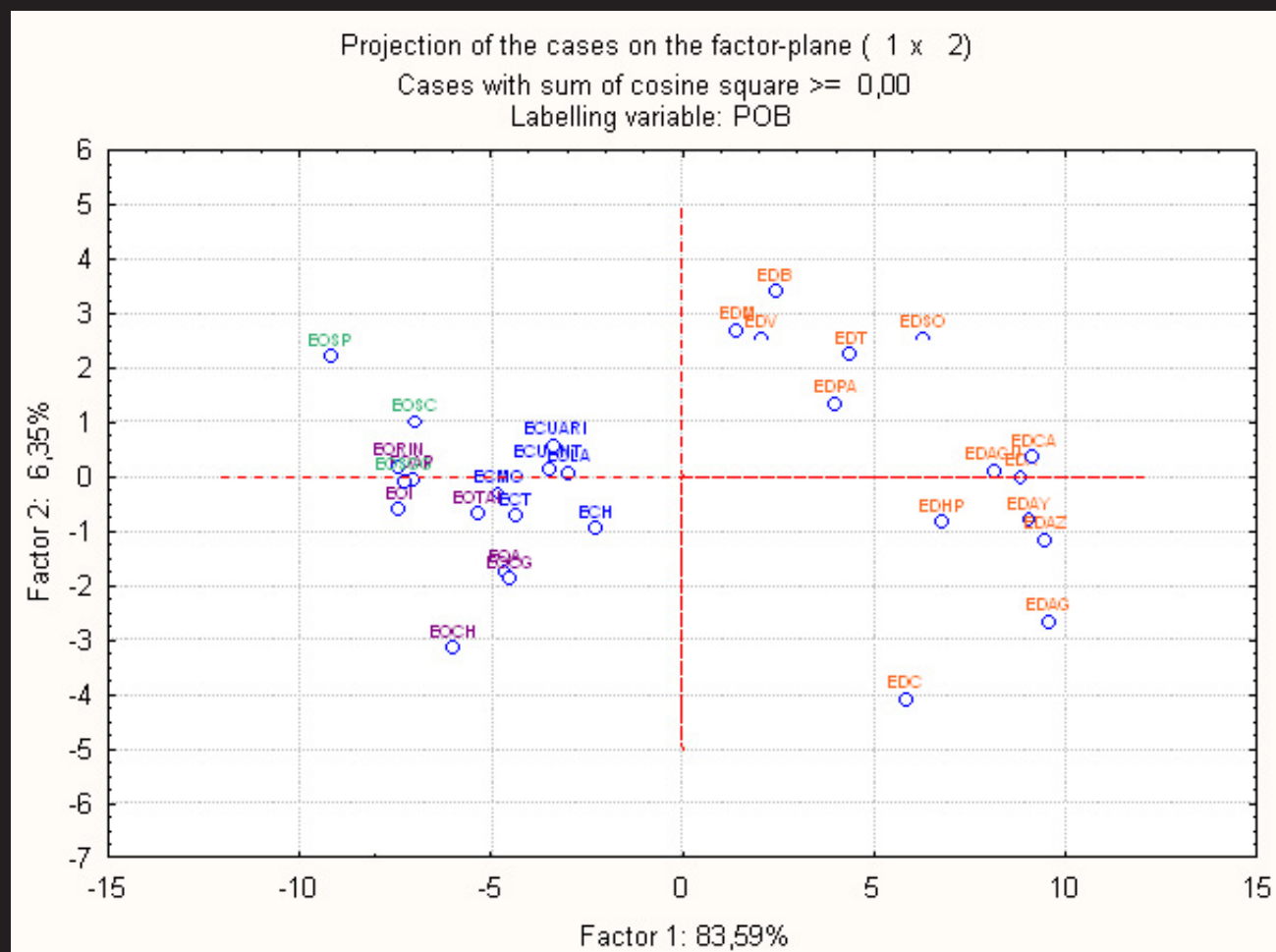


Figura 7.4.1. Proyección de las poblaciones sobre los factores 1 y 2, correspondiente al ACP realizado con las variables florales de *E. decaisnei* (naranja), *E. callithyrsum* (azul), *E. onosmifolium* (violeta) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (verde). El código de las poblaciones puede consultarse en la tabla 2.4.3.

generalmente no alcanza el 0,4, mientras que en *Li*₄ suele situarse entre 0,4 y 0,5. La correlación de *Li*₅ es negativa con respecto a todas las variables, excepto *Li*₁, *Li*₄ y *Li*₇. Por su parte *Li*₁ y *Li*₄ mantienen entre sí una correlación elevada (0,88), que es mucho menor con respecto a *Li*₅ (no supera el 0,65).

La disposición de las poblaciones naturales con respecto a este factor (tabla 7.4.3.) no permite establecer diferencias entre *E. decaisnei* y los táxones de *Virescentia* (figura 7.4.1.). Sin embargo, dentro de este grupo se observa un gradiente en el que las formas extremas están representadas por las dos subespecies de *E. onosmifolium*, y las intermedias por *E. callithyrsum*. Por otro lado, en el conjunto de poblaciones de *E. decaisnei* es posible, a su vez, distinguir tres subgrupos: 1. el constituido por las poblaciones EDAG y EDC; 2. el formado por las poblaciones: EDA, EDAGÜ, EDAG, EDAY, EDCA y EDHP; y 3. el que agrupa las poblaciones: EDB, EDM, EDPA, EDSO, EDT y EDV.

Con respecto al factor 3, la única variable que presenta un valor de correlación elevado es *propgine* ($r = -0,76$). Su contribución a la varianza de este factor supone el 30,7% del total (Anexo VI- tabla 7.4.1.). De las restantes variables, sólo tres tienen contribuciones superiores a 0,05: *medlre* (0,11), *lgcoca* (0,10) y *tubo* (0,06). Su correlación con el factor 3 no es muy elevada (entre -0,33 y -0,45), y en conjunto suponen el 26,5% de la varianza total de este factor (Anexo VI- tabla 7.4.1.). Por lo tanto el factor 3 representa principalmente los caracteres del estigma, en concreto la longitud media de las ramas estigmáticas (*medlre*) y, principalmente, su longitud relativa con respecto a la longitud total del gineceo (*propgine*). De manera secundaria, también representa la longitud relativa que mantienen entre sí cáliz y corola (*lgcoca*), así como el grado de tubularidad de ésta (*tubo*).

La correlación de estas cuatro variables con este eje es negativa, lo que indica que su sentido es decreciente hacia el extremo positivo. Las comunalidades son en general muy elevadas, y siempre superiores a 0,7 (de entre ellas, 42 varia-

bles poseen comunalidades mayores que 0,9, -entre ellas *tubo*- y 4 variables comunalidades mayores que 0,85 -en este grupo se incluyen *medlre* y *lgcoca*-). En el caso de *propgine* dicho valor es de 0,77 (Anexo VI- tabla 7.4.1.).

La correlación de *propgine* con el resto de las variables es muy baja (normalmente entorno a 0,3) y de signo negativo (Anexo VI- tabla 7.4.2.). Las correlaciones de las otras tres variables han sido descritas en la explicación del factor 1.

La proyección de los distintos casos sobre este factor (tabla 7.4.3.) no permite establecer diferencias entre las poblaciones de *E. decaisnei* y las de los táxones de *Virescentia* (figura 7.4.2.). Sin embargo, dentro de este grupo se diferencian claramente las poblaciones de *E. callithyrsum*, situadas en el extremo inferior del eje, de las de *E. onosmifolium*, en el extremo superior. Entre ambos grupos, formando un gradiente intermedio, se disponen las poblaciones de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

7.4.1.2. Estudio descriptivo de las variables con posible valor diagnóstico de la flor

De acuerdo con los resultados obtenidos en el ACP anterior, las variables seleccionadas para el estudio detallado de la forma y el tamaño florales fueron las que siguientes (ver tabla 7.4.4.):

- *Cáliz*. Todas las variables del cáliz presentan una alta correlación entre sí (Anexo VI- tabla 7.4.2.), por lo tanto a efectos del presente análisis sólo se considerarán las variables relativas a su longitud (*Lz1-5*).
- *Corola*. El conjunto de las variables del tamaño de la corola mantienen entre sí una correlación elevada. Sin embargo, dicha correlación es algo

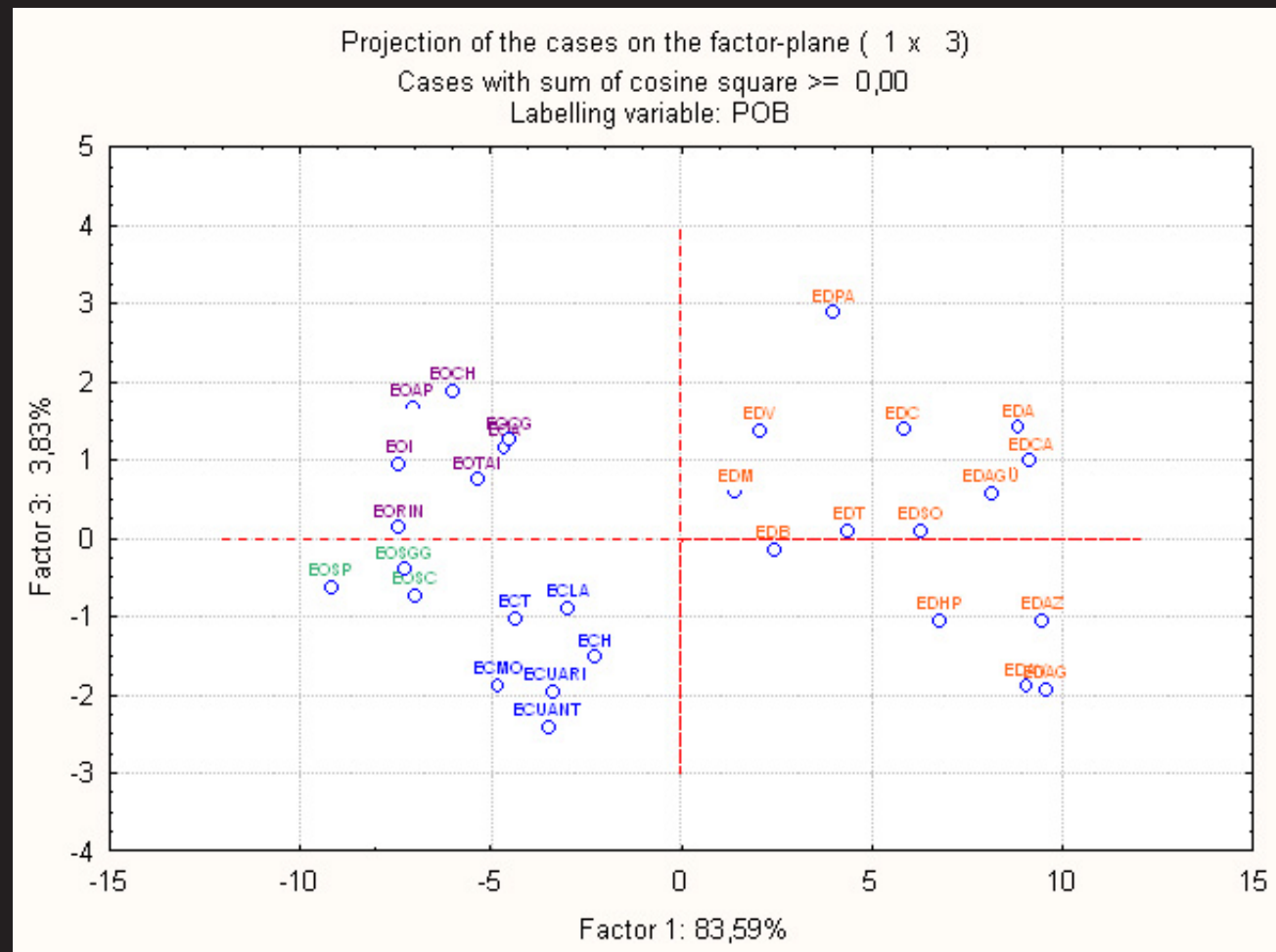


Figura 7.4.2. Proyección de las poblaciones sobre los factores 1 y 3, correspondiente al ACP realizado con las variables florales de *E. decaisnei* (naranja), *E. callitrysium* (azul), *E. onosmifolium* (violeta) y *E. onosmifolium ssp. spectabile* (verde). El código de las poblaciones puede consultarse en la tabla 2.4.3.

Tabla 7.4.4. Variables seleccionadas para el estudio morfológico de la flor.

Verticilo floral	Tipo de medida	Variables	
Cáliz	Tamaño de los sépalos	Longitud	<i>L_{sc} 3,4,5</i>
Corola	Tamaño del tubo		<i>Li 3,4,5</i>
	Tamaño de los lóbulos de la corola	Longitud	<i>Li 3,4,5</i>
		Anchura	<i>Al 3,4,5</i>
	Longitud relativa corola/ cáliz		<i>lgcoca</i>
	Grado de tubularidad		<i>tubo</i>
Androceo	Punto de inserción de los estambres		<i>Li 3,4,5</i>
	Longitud de los filamentos estaminales		<i>Le 3,4,5</i>
Gineceo	Longitud total		<i>Lte</i>
	Longitud media de las ramas estigmáticas		<i>medlre</i>
	Longitud relativa del estigma		<i>propgine</i>

menor entre las variables que definen la longitud del tubo (*Li1-5*) y las relativas al tamaño de los lóbulos (largo *-Li1-5-*, ancho *-Al1-5-* y diámetro frontal medio *-medcor-*), que la que mantienen estas últimas entre sí (Anexo VI-tabla 7.4.2.), por lo que se analizarán ambos grupos de variables. Con respecto al tamaño de los lóbulos, dada la alta correlación que mantienen los tres tipos de medidas realizados, sólo se analizarán las relativas a su longitud. Finalmente, por su contribución sobre el factor 3, también se considerarán la longitud relativa de corola/ cáliz (*lgcoca*) y el grado de tubularidad de la corola (*tubo*).

- *Androceo*. Se considerará tanto el punto de inserción de los estambres (*Li1-5*) como su longitud (*Le1-5*).
- *Gineceo*. Se analizará su longitud total (*Lte*), la longitud media de las ramas estigmáticas (*medlre*) y la longitud relativa de ambos (*propgine*).

Para el estudio comparado del tamaño floral, debido la alta correlación encontrada entre las distintas variables de un mismo grupo de medidas (p.e. longitud del cáliz *-L_{sc}1-5-*, longitud del tubo de la corola *-Li1-5-*, etc...), sólo se usará el quinto elemento de cada uno de ellos (p.e. *L_{sc}5*, *Li5*, etc...). Únicamente en el caso del punto de inserción de los estambres, dada la baja correlación que mantienen estas variables entre sí, se utilizarán los elementos 3, 4 y 5 de este grupo (*Li3*, *Li4* y *Li5*).

A continuación procedemos a describir los resultados obtenidos en el análisis comparado de las variables florales con posible valor diagnóstico. Para facilitar su lectura y comprensión, en esta exposición no se detallarán los estadísticos descriptivos de cada una de ellas. Estos datos pueden consultarse en el Anexo VI- tabla 7.4.5, en la que se exponen los estadísticos descriptivos de todas las variables estudiadas en la flor.

Cáliz

En los cuatro táxones la longitud (y, por lo tanto, el tamaño) de los sépalos es, de mayor a menor y por este orden, el de los sépalos 5, 4 y 3. Las diferencias entre el sépalo 3 y los dos restantes son siempre significativas, mientras que la longitud de los sépalos 4 y 5 es estadísticamente significativa en los táxones de *Virescentia* pero no en *E. decaisnei* (tablas 7.4.6. y 7.4.7.).

Los análisis de comparación de la longitud del quinto sépalo entre los cuatro táxones indican que éste es significativamente mayor en *E. decaisnei* que en cualquiera de los táxones de *Virescentia*. A su vez, dentro de este grupo, es significativamente mayor en *E. onosmifolium* que en *E. callithyrsum* y significativamente mayor en éste que en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (Welch= 452,47; g.l.1=3; g.l.2=190,8; p<0,001; tabla 7.4.8.).

Corola

- *Longitud del tubo de la corola.* Con respecto a este carácter se observa una clara diferencia entre *E. decaisnei* y los tres táxones de *Virescentia*: mientras que en el primer caso la longitud del tubo de la corola corresponde, de mayor a menor, a la de los pétalos 3, 4 y 5, en los táxones de *Virescentia* se observa el patrón es el inverso (es decir, un crecimiento progresivo de la longitud del tubo desde el pétalo 3 hacia el 5). Dentro de cada taxon, las diferencias en la longitud de estos pétalos son significativas en todos los casos (tablas 7.4.9. y 7.4.10.).

Las diferencias en la longitud del pétalo cinco es significativamente mayor en *E. decaisnei* que los táxones de *Virescentia*. A su vez, dentro de este grupo, es significativamente mayor en *E. callithyrsum* que en cualquiera de las dos subespecies de *E. onosmifolium* y, dentro de estas, significati-

Tabla 7.4.6. Tamaño de los sépalos. Contraste de las diferencias entre la longitud de los sépalos 3, 4 y 5 ($L_{\text{3-5}}$), dentro de cada taxon. Sólo flores hermafroditas. Prueba de Friedman. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Taxones	N	Chi- cuadrado	gl	Sig.
ED	210	43,44	2	<0,001
EC	131	126,61	2	<0,001
EO	112	90,23	2	<0,001
EOS	45	24,84	2	<0,001

Tabla 7.4.7. Tamaño de los sépalos 3, 4 y 5. Contraste de las diferencias de longitud (L_{3}) entre cada par de sépalos, dentro de cada taxon. Sólo flores hermafroditas. Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon. Variables: longitud de los sépalos 3 (L_{3}), 4 (L_{4}) y 5 (L_{5}). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Variables comparadas	<i>E. decaisnei</i>		<i>E. callithyrsum</i>		<i>E. onosmifolium</i>		<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>	
	Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.
$L_{\text{3}} - L_{\text{4}}$	-5,65	<0,001	-8,23	<0,001	-7,81	<0,001	-4,28	<0,001
$L_{\text{3}} - L_{\text{5}}$	-7,09	<0,001	-9,18	<0,001	-7,97	<0,001	-4,67	<0,001
$L_{\text{4}} - L_{\text{5}}$	-1,66	0,097	-7,50	<0,001	-2,39	0,017	-2,20	0,028

Tabla 7.4.8. Contraste de las diferencias de longitud del sépalo 5 entre los cuatro táxones estudiados. Sólo flores hermafroditas. Resultados de la prueba de Tamhane. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Táxones comparados	Tamhane		
	Diferencia medias	Error típico	Sig.
ED- EC	3,57	0,11	<0,001
ED- EO	2,79	0,12	<0,001
ED- EOS	4,42	0,13	<0,001
EC- EO	-0,77	0,10	<0,001
EC- EOS	0,85	0,11	<0,001
EO- EOS	1,63	0,12	<0,001

Tabla 7.4.9. Longitud del tubo y tamaño de los lóbulos de la corola. Contraste de las diferencias entre los pétalos 3, 4 y 5, dentro de cada taxon. Sólo flores hermafroditas. Prueba de Friedman. Variables: longitud de los pétalos en el tubo de la corola (*Lt*), longitud de los lóbulos (*Ll*) y anchura de los lóbulos (*Al*) de la corola. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Variables	N	Chi- cuadrado	gl	Sig.
<i>E. decaisnei</i>				
<i>Lt3-5</i>	211	222,17	2	<0,001
<i>Ll3-5</i>	211	407,17	4	<0,001
<i>E. callithyrsum</i>				
<i>Lt3-5</i>	137	204,36	2	<0,001
<i>Ll3-5</i>	137	399,55	4	<0,001
<i>E. onosmifolium</i>				
<i>Lt3-5</i>	112	49,07	2	<0,001
<i>Ll3-5</i>	112	293,91	4	<0,001
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>				
<i>Lt3-5</i>	45	22,93	2	<0,001
<i>Ll3-5</i>	45	135,87	4	<0,001

Tabla 7.4.10. Longitud del tubo y tamaño de los lóbulos de la corola en los pétalos 3 a 5. Contraste de las diferencias entre cada par de pétalos, dentro de cada taxon. Sólo flores hermafroditas. Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon. Variables: longitud de los pétalos en el tubo de la corola (*Lt*), longitud de los lóbulos (*Ll*) y anchura de los lóbulos (*Al*) de la corola. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Variables	<i>E. decaisnei</i>		<i>E. callithyrsum</i>		<i>E. onosmifolium</i>		<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>	
	Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.
<i>Lt3 - Lt4</i>	-5,81	<0,001	-8,64	<0,001	-6,53	<0,001	-4,42	<0,001
<i>Lt3 - Lt5</i>	-11,68	<0,001	-10,03	<0,001	-6,22	<0,001	-4,13	<0,001
<i>Lt4 - Lt5</i>	-11,73	<0,001	-9,92	<0,001	-3,44	0,001	-2,12	0,034
<i>Ll3 - Ll4</i>	-10,81	<0,001	-0,59	0,558	-1,38	0,168	-0,97	0,335
<i>Ll3 - Ll5</i>	-2,07	0,04	-10,09	<0,001	-8,66	<0,001	-5,84	<0,001
<i>Ll4 - Ll5</i>	-10,47	<0,001	-10,14	<0,001	-8,96	<0,001	-5,84	<0,001

vamente mayor en *E. onosmifolium* que en la subespecie *spectabile* (Welch= 158,58; g.l.1=3; g.l.2=186,07; p<0,001; tabla 7.4.11.).

- *Tamaño de los lóbulos de la corola.* En los cuatro táxones, el lóbulo 5 es siempre el más largo, seguido por el lóbulo 3 y finalmente por el 4. Las diferencias entre los tres lóbulos son siempre significativas en *E. decaisnei*, pero en el caso de los tres táxones de *Virescentia* estas diferencias sólo son significativas entre el lóbulo 5 y los otros dos (tablas 7.4.9. y 7.4.10.).

La longitud del quinto lóbulo es significativamente mayor en *E. decaisnei* que en los táxones de *Virescentia*. Dentro de este grupo, es significativamente mayor en *E. callithyrsum* que en cualquiera de las dos subespecies de *E. onosmifolium*, entre las que no se observan diferencias significativas (Welch= 626,09; g.l.1=3; g.l.2=189,10; p<0,001; tabla 7.4.11.).

- *Grado de tubularidad.* El análisis comparado entre táxones, muestra que el mayor grado de tubularidad corresponde a *E. onosmifolium* seguido, en este orden, por el de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, *E. callithyrsum* y *E. decaisnei*. Las diferencias son significativas en todos los casos (Welch= 605,22; g.l.1=3; g.l.2=169,02; p< 0,001; tabla 7.4.12.).
- *Longitud relativa de corola y cáliz.* Si se comparan los cuatro táxones entre sí, se observa que la longitud relativa de la corola con respecto a la del cáliz es significativamente mayor en los táxones de *Virescentia* que en *E. decaisnei*. Dentro del primer grupo, la longitud relativa de cáliz y corola presenta un valor similar (sin diferencias significativas) en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. callithyrsum*. Este valor es significativamente mayor que el encontrado en *E. onosmifolium* (Welch= 342,41; g.l.1=3; g.l.2= 229,87; p< 0,001; tabla 7.4.12.).

Tabla 7.4.11. Longitud del tubo y del lóbulo de la corola en el pétalo 5. Contraste de las diferencias entre los cuatro táxones estudiados. Sólo flores hermafroditas. Resultados de la prueba de Tamhane. Variables: longitud del tubo de la corola en el pétalo 5 (*Lt5*), longitud del lóbulo 5 (*Ll5*). Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Variables	Táxones comparados	Diferencia medias	Error típico	Sig.
<i>Lt5</i>	ED- EC	1,24	0,11	<0,001
	ED- EO	1,57	0,12	<0,001
	ED- EOS	2,84	0,13	<0,001
	EC- EO	0,33	0,11	0,020
	EC- EOS	1,60	0,12	<0,001
	EO- EOS	1,26	0,14	<0,001
<i>Ll5</i>	ED- EC	1,71	0,06	<0,001
	ED- EO	2,48	0,06	<0,001
	ED- EOS	2,44	0,07	<0,001
	EC- EO	0,77	0,05	<0,001
	EC- EOS	0,72	0,06	<0,001
	EO- EOS	-0,05	0,06	0,960

Tabla 7.4.12. Grado de tubularidad de la corola (Tubo) y longitud relativa de corola y cáliz (lgcoca). Contraste de las diferencias entre los cuatro táxones estudiados. Sólo flores hermafroditas. Resultados de la prueba de Tamhane. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Variables	Táxones comparados	Diferencia medias	Error típico	Sig.
<i>Tubo</i>	ED- EC	0,21	0,02	<0,001
	ED- EO	0,67	0,02	<0,001
	ED- EOS	0,50	0,02	<0,001
	EC- EO	0,46	0,02	<0,001
	EC- EOS	0,30	0,03	<0,001
	EO- EOS	-0,16	0,03	<0,001
<i>Lgcoca</i>	ED- EC	-0,88	0,03	<0,001
	ED- EO	-0,46	0,02	<0,001
	ED- EOS	-1,02	0,06	<0,001
	EC- EO	0,42	0,03	<0,001
	EC- EOS	-0,14	0,07	0,213
	EO- EOS	-0,56	0,06	<0,001

Tabla 7.4.13. Punto de inserción (*Li3-5*) y longitud de los filamentos estaminales (*Le3-5*) de los estambres 3 a 5. Contraste de las diferencias entre los distintos estambres, dentro de cada taxon. Sólo flores hermafroditas. Prueba de Friedman. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Variables	Táxones	N	Chi- cuadrado	gl	Sig.
<i>Li3-5</i>	ED	210	406,30	2	<0,001
	EC	137	163,81	2	<0,001
	EO	112	130,73	2	<0,001
	EOS	45	44,80	2	<0,001
<i>Le3-5</i>	ED	208	51,36	2	<0,001
	EC	137	149,80	2	<0,001
	EO	111	196,88	2	<0,001
	EOS	45	62,98	2	<0,001

Tabla 7.4.14. Punto de inserción (*Li3-5*) y longitud de los filamentos estaminales (*Le3-5*) de los estambres 3 a 5. Contraste de las diferencias entre cada par de estambres, dentro de cada taxon. Sólo flores hermafroditas. Prueba de los rangos con signo de Wilcoxon. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Variables comparadas	<i>E. decaisnei</i>		<i>E. callithyrsum</i>		<i>E. onosmifolium</i>		<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>	
	Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.
<i>Li3 - Li4</i>	-12,59	<0,001	-5,55	<0,001	-5,74	<0,001	-2,49	0,013
<i>Li3 - Li5</i>	-12,56	<0,001	-9,96	<0,001	-9,02	<0,001	-5,58	<0,001
<i>Li4 - Li5</i>	-12,49	<0,001	-9,45	<0,001	-8,34	<0,001	-5,04	<0,001
<i>Le5 - Le2</i>	-8,88	<0,001	-9,40	<0,001	-9,19	<0,001	-5,84	<0,001
<i>Le4 - Le3</i>	-5,63	<0,001	-2,44	0,015	-8,94	<0,001	-4,26	<0,001
<i>Le5 - Le3</i>	-7,29	<0,001	-9,69	<0,001	-9,18	<0,001	-5,78	<0,001
<i>Le5 - Le4</i>	-4,39	<0,001	-9,60	<0,001	-8,86	<0,001	-5,66	<0,001

Tabla 7.4.15. Punto de inserción de los estambres 3 a 5 (*Li3-5*). Contraste de las diferencias para cada variable entre los cuatro táxones estudiados. Sólo flores hermafroditas. Resultados de la prueba robusta de Welch de igualdad de las medias. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Variables comparadas	Estadístico	gl1	gl2	Sig.
Li3	274,76	3	180,62	<0,001
Li4	16,23	3	177,68	<0,001
Li5	24,73	3	177,48	<0,001

Tabla 7.4.16. Punto de inserción de los estambres 3 a 5 (*Li1-5*), y longitud del filamento estaminal 5 (*Le5*). Contraste de las diferencias para cada variable entre los cuatro táxones estudiados. Sólo flores hermafroditas. Resultados de la prueba de Tamhane. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Variables	Táxones comparados	Diferencia medias	Error típico	Sig.
Li3	ED- EC	1,75	0,08	<0,001
	ED- EO	1,88	0,08	<0,001
	ED- EOS	2,42	0,10	<0,001
	EC- EO	0,13	0,07	0,281
	EC- EOS	0,67	0,09	<0,001
	EO- EOS	0,54	0,09	<0,001
Li4	ED- EC	0,04	0,07	0,994
	ED- EO	0,13	0,07	0,341
	ED- EOS	0,61	0,09	<0,001
	EC- EO	0,09	0,07	0,697
	EC- EOS	0,57	0,09	<0,001
	EO- EOS	0,48	0,09	<0,001
Li5	ED- EC	-0,47	0,07	<0,001
	ED- EO	-0,55	0,07	<0,001
	ED- EOS	-0,24	0,09	0,058
	EC- EO	-0,08	0,07	0,821
	EC- EOS	0,24	0,09	0,048
	EO- EOS	0,32	0,09	0,005
Le5	ED- EC	4,08	0,16	<0,001
	ED- EO	7,07	0,15	<0,001
	ED- EOS	7,38	0,17	<0,001
	EC- EO	2,99	0,17	<0,001
	EC- EOS	3,30	0,19	<0,001
	EO- EOS	0,31	0,17	0,407

Androceo

- *Punto de inserción de los estambres.* Al comparar el punto de inserción de los estambres en cada especie, se observa patrón general según el cual en los cuatro táxones el estambre 3 es el que se encuentra inserto a más distancia de la base, seguido por el 4 y, finalmente, por el estambre 5. Estas diferencias son significativas en todos los casos (tablas 7.4.13. y 7.4.14.).

Del análisis variable a variable entre los distintos táxones, se pueden destacar los siguientes aspectos (tablas 7.4.15. y 7.4.16.):

- El punto de inserción del estambre 3 es significativamente mayor en *E. decaisnei* que en cualquiera de las especies de *Virescentia*. Dentro de este grupo, presenta una longitud similar en *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*, que es significativamente mayor que la que posee en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.
 - E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* poseen un punto de inserción del estambre 4 que es similar entre sí y significativamente mayor que el de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.
 - Con respecto al estambre 5, el punto de inserción de *E. onosmifolium* y *E. callithyrsum* es similar entre sí, pero significativamente mayor que el de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. decaisnei*, en los cuales vuelve a ser similar entre sí.
- *Longitud de los filamentos estaminales.* La longitud de los filamentos estaminales sigue un patrón común en las cuatro especies estudiadas, en el que el estambre 3 es significativamente mayor que el 4, y este a su vez significativamente mayor que el 5 (tabla 7.4.14.).

La longitud del estambre 5 es mayor en *E. decaisnei* que en cualquiera de los táxones de *Virescentia*. Dentro de este grupo es a su vez mayor en *E. callithyrsum* que en las subespecies de *E. onosmifolium* y, finalmente, mayor en *E. onosmifolium* que en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estas diferencias son significativas en todos los casos, excepto entre las dos subespecies de *E. onosmifolium* (Welch= 990,74; g.l.1=3; g.l.2=187,31; p< 0,001; tabla 7.4.16.).

Gineceo

- *Longitud del gineceo (Lte)*. Comparando los distintos táxones entre sí, la mayor longitud del gineceo corresponde a *E. decaisnei* seguido, en este orden, por *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las diferencias son significativas en todos los casos (Welch= 604,65; g.l.1=3; g.l.2= 182,11, p< 0,001; tabla 7.4.17.).
- *Longitud media de las ramas estigmáticas (medltre)*. De mayor a menor, la longitud media de las ramas estigmáticas corresponde, por este orden, a *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las diferencias son significativas en todos los casos, excepto entre las dos subespecies de *E. onosmifolium* (Kruskal-Wallis: χ^2 = 201,06; g.l.=3; p< 0,001; tabla 7.4.17.).
- *Longitud relativa del estigma en relación con la longitud total del gineceo (propgine)*. Comparando los táxones entre sí, se comprueba que la mayor longitud relativa corresponde, por este orden, a *E. callithyrsum*, *E. decaisnei*, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. onosmifolium*. Las diferencias no son significativas entre los tres primeros, ni tampoco entre las dos subespecies de *E. onosmifolium*, pero sí en el resto de los casos (Kruskal-Wallis: χ^2 = 15,76; g.l.=3; p= 0,001; tabla 7.4.17.).

Tabla 7.4.17. Longitud del gineceo (*Lte*), longitud media de las ramas estigmáticas (*Meldre*) y longitud relativa del estigma con respecto a la longitud total del gineceo (*Lgcoat*). Contraste de las diferencias entre los cuatro táxones estudiados. Sólo flores hermafroditas. Resultados de las pruebas de U de Mann-Whitney, Tamhane y t-Student. Táxones: *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En rojo se destacan las diferencias significativas (en el caso de la prueba de U de Mann-Whitney, tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni).

Variables	Táxones comparados	Prueba de Mann-Whitney		Tamhane		Prueba T para la igualdad de medias			
		U	Sig.	Diferencia medias	Error típico	Sig.	t	gl	Sig.
<i>Lte</i>	ED- EC	-	-	6,29	0,21	<0,001	-	-	-
	ED- EO	-	-	7,33	0,22	<0,001	-	-	-
	ED- EOS	-	-	9,40	0,26	<0,001	-	-	-
	EC- EO	-	-	1,05	0,22	<0,001	-	-	-
	EC- EOS	-	-	3,11	0,25	<0,001	-	-	-
	EO- EOS	-	-	2,07	0,27	<0,001	-	-	-
<i>Meldre</i>	ED- EC	13177	<0,001	-	-	-	-	-	-
	ED- EO	6138	<0,001	-	-	-	-	-	-
	ED- EOS	2883	<0,001	-	-	-	-	-	-
	EC- EO	6897,5	<0,001	-	-	-	-	-	-
	EC- EOS	3100	<0,001	-	-	-	-	-	-
	EO- EOS	-	-	-	-	-	0,93	227,00	0,354
<i>Propgine</i>	ED-EC	12447	0,201	-	-	-	-	-	-
	ED- EO	9190	0,008	-	-	-	-	-	-
	ED-EOS	4203	0,376	-	-	-	-	-	-
	EC- EO	5073	<0,001	-	-	-	-	-	-
	EC- EOS	2459	0,074	-	-	-	-	-	-
	EO- EOS	-	-	-	-	-	-1,58	62,96	0,119

7.4.2. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE LA INFLORESCENCIA

Análisis de Componentes Principales de los caracteres de la inflorescencia

Los dos primeros factores recogen un total de 5,8 de las 7 variables analizadas, y el 82,7% de la varianza total. El factor 1 retiene una media de 4,3 variables y el 61% de la varianza. El factor 2 retiene 1,5 variables y el 21,7% de la varianza.

Con respecto al factor principal, todas las variables presentan unas correlaciones muy elevadas (mayores que 0,83) y positivas, excepto el diámetro de las inflorescencias (*DIF*) y su densidad de cincinos (*DCCIF*; en ambos casos menores que -0,5). Las mayores contribuciones a este factor corresponden, por este orden, a las variables: número de flores por inflorescencia (*FLIF*, 0,22); longitud de la inflorescencia (*LIF*, 0,20); número de cincinos por inflorescencia (*CCIF*, 0,18); grado de alargamiento de la inflorescencia (*LIF/DIF*, 0,17); y número de flores por cincino (*FLCC*, 0,16). Las contribuciones individuales del diámetro (*DIF*) y la densidad de cincinos por inflorescencia (*DCCIF*) son inferiores a 0,05. Las comunales son elevadas (iguales o mayores que 0,7), con la excepción de nuevo del diámetro y la densidad de cincinos por inflorescencia (*DIF*, 0,13 y *DCCIF*, 0,18) (tabla 7.4.18.).

Las dos variables con un mayor peso sobre este factor (*FLIF* y *LIF*) se encuentran altamente correlacionadas entre sí ($r = 0,92$) y con las otras tres variables cuya contribución supera el 0,8 (*CCIF*, *LIF-DIF* y *FLCC*; tabla 7.4.19.). Por lo tanto, el factor 1 representa principalmente la oferta floral de la inflorescencia y su longitud, y, asociado con ello, el grado de alargamiento de la inflorescencia. El signo positivo de la correlación de todas estas variables sobre él, indica que tienen un sentido creciente hacia el extremo positivo de este eje.

La proyección de las poblaciones sobre el factor 1 (tabla 7.4.20.; figura 7.4.3.) revela la existencia de un gradiente, en el que los extremos están definidos por las poblaciones de *E. decaisnei*, en el lado negativo, y *E. callithyrsum*, en el positivo, y en el que las dos subespecies de *E. onosmifolium* ocupan unas posiciones intermedias.

En relación con el factor 2, sólo el diámetro de las inflorescencias (*DIF*) presenta una correlación elevada (-0,87). A excepción de la densidad de cincinos por inflorescencia (*DCCIF*, 0,67), la correlación del resto de las variables con este factor es inferior a $|0,5|$. Por lo tanto el factor 2 representa la anchura de las inflorescencias y, en menor medida, su densidad media de cincinos. De acuerdo con el signo de su correlación sobre este eje, se deduce que el diámetro de las inflorescencias tiene un carácter decreciente y la densidad de cincinos una tendencia creciente hacia el extremo positivo.

Lógicamente, la mayor contribución a este factor es la del diámetro de las inflorescencias (0,49) y, en menor medida, la de su densidad de cincinos (0,30). Las comunales son bastante elevadas (mayores que 0,7 en todos los casos, excepto para la densidad de cincinos, que es de 0,63) (tabla 7.4.18.). La correlación que mantienen el diámetro de las inflorescencias y su densidad de cincinos, entre sí y con el resto de las variables, es muy baja (en ningún caso supera el 0,5, con la excepción lógica de la correlación que existe entre el diámetro de las inflorescencias y su grado de alargamiento tabla 7.4.19.).

La proyección de los casos muestra de nuevo la existencia de un gradiente entre los diferentes táxones (tabla 7.4.20.) (figura 7.4.3.). En él, las poblaciones de *E. decaisnei* se disponen ocupando una banda amplia, desde el extremo negativo del eje hasta más allá de la zona media; las poblaciones de *E. callithyrsum* se sitúan próximas a este extremo del gradiente; y las poblaciones de las dos subespecies de *E. onosmifolium* ocupan el extremo de la región positiva. Si nos fijamos exclusivamente en las poblaciones de los táxones de *Virescentia* sería posible

Tabla 7.4.18. Correlación (coordenadas), contribución a la varianza y comunalidades de cada una de las variables con respecto a los factores 1, 2 y 3, correspondientes al ACP sobre los caracteres de la inflorescencia de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.).

Variables	Coordenadas		Contribución a la varianza		Comunalidades	
	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2
<i>CCIF</i>	0,874	-0,013	0,179	0,000	0,765	0,765
<i>DCCIF</i>	-0,421	0,670	0,042	0,296	0,177	0,626
<i>DIF</i>	-0,357	-0,866	0,030	0,494	0,127	0,876
<i>FLCC</i>	0,831	-0,101	0,162	0,007	0,691	0,701
<i>FLIF</i>	0,968	-0,055	0,219	0,002	0,937	0,940
<i>LIF</i>	0,928	-0,294	0,202	0,057	0,861	0,947
<i>LIF_DIF</i>	0,844	0,467	0,167	0,144	0,712	0,931

Tabla 7.4.19. Matriz de correlación de las variables empleadas en el ACP sobre los caracteres de la inflorescencia de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.).

	<i>LIF</i>	<i>DIF</i>	<i>LIF_DIF</i>	<i>CCIF</i>	<i>FLCC</i>	<i>DCCIF</i>	<i>IFID</i>
<i>LIF</i>	1,000	-0,041	0,655	0,887	0,687	-0,540	-0,004
<i>DIF</i>	-0,041	1,000	-0,753	-0,146	-0,288	-0,225	-0,044
<i>LIF_DIF</i>	0,655	-0,753	1,000	0,690	0,600	-0,161	0,109
<i>CCIF</i>	0,887	-0,146	0,690	1,000	0,549	-0,133	0,077
<i>FLCC</i>	0,687	-0,288	0,600	0,549	1,000	-0,489	-0,291
<i>DCCIF</i>	-0,540	-0,225	-0,161	-0,133	-0,489	1,000	0,044
<i>IFID</i>	0,921	-0,228	0,736	0,919	0,812	-0,308	1,000

Tabla 7.4.20. Coordenadas de las poblaciones con respecto a los factores 1 a 2, correspondientes al ACP sobre los caracteres de la inflorescencia de *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estos datos representan la correlación de cada una de las poblaciones con los distintos factores. Los códigos de las poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

Tx/ Pob	Factor 1	Factor 2
<i>E. decaisnei</i>		
<i>EDA</i>	-1,387	0,614
<i>EDAG</i>	-0,966	-0,674
<i>EDAGÜ</i>	-0,596	-1,496
<i>EDAY</i>	-0,108	-1,074
<i>EDAZ</i>	-1,348	0,136
<i>EDC</i>	-1,345	-0,158
<i>EDCA</i>	-0,628	-1,007
<i>EDPB</i>	-0,782	-1,363
<i>E. callithyrsum</i>		
<i>ECH</i>	0,846	-0,849
<i>ECMO</i>	2,644	-0,639
<i>ECT</i>	1,072	-0,44
<i>ECUANT</i>	1,321	0,01
<i>ECUARI</i>	0,506	-0,855
<i>E. onosmifolium</i>		
<i>EOA</i>	0,133	1,441
<i>EOAP</i>	0,182	1,758
<i>EOCG</i>	0,196	0,428
<i>EOCH</i>	-0,024	0,911
<i>EORIN</i>	0,427	0,855
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>		
<i>EOSC</i>	-0,133	1,244
<i>EOSP</i>	-0,007	1,16

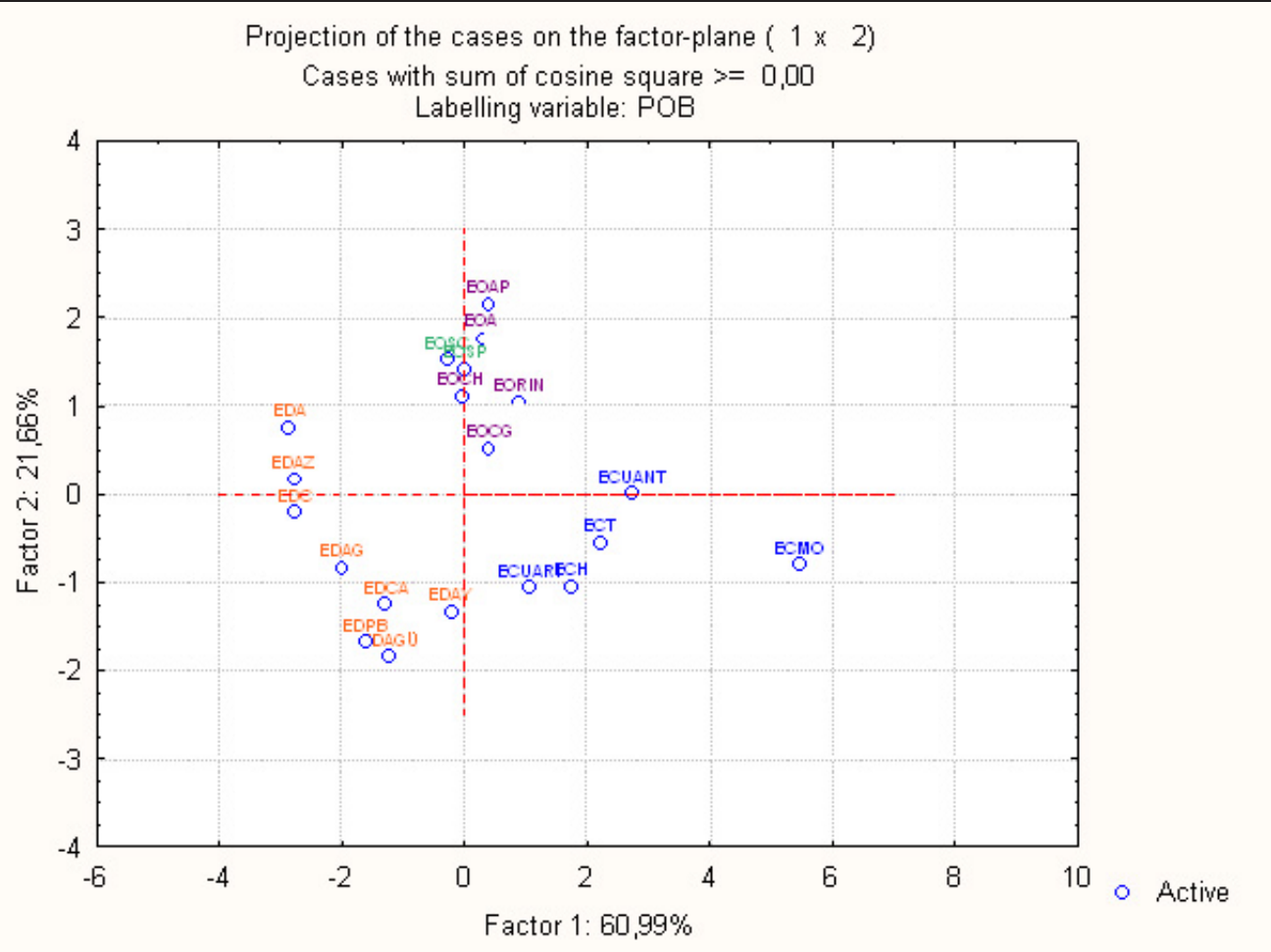


Figura 7.4.3. Proyección de las poblaciones sobre los factores 1 y 2, correspondiente al ACP realizado con las variables de la inflorescencia de *E. decussis* (naranja), *E. callithyrsium* (azul), *E. onosmifolium* (violeta) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (verde). El código de las poblaciones puede consultarse en la tabla 2.4.3.

diferenciar dos grupos: el formado por las poblaciones de *E. callithyrsum* y el constituido por las de las dos subespecies de *E. onosmifolium*.

Grado de alargamiento de las inflorescencias

El estudio descriptivo de la relación largo/ ancho de las inflorescencias (*LIF/DIF*) revela que tanto en *E. callithyrsum* como en *E. onosmifolium*, éstas son unas cuatro veces más largas que anchas ($4,06 \pm 0,16$ y $4,15 \pm 0,14$, respectivamente), mientras que en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, la diferencia es algo menor ($3,57 \pm 0,16$ veces) (tabla 7.4.21.). En el caso de *E. decaisnei*, las inflorescencias son algo menos de una vez y media más largas que anchas ($1,42 \pm 0,03$ veces). Las diferencias no son significativas entre los tres táxones de *Virescentia*, pero sí entre cualquiera de ellos y *E. decaisnei* (Kruskal- Wallis: $\chi^2= 184,67$; g.l.= 3; $p< 0,001$) (tabla 7.4.22.).

7.4.3. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES FOLIARES

7.4.3.1. Análisis de Componentes Principales de la hoja

De los siete factores extraídos, los dos primeros retienen un total de 6,31 variables, y el 90,08% de la varianza total. El factor 1 retiene una media de 5,14 variables y el 73,47% de la varianza. De las variables analizadas, todas excepto el grado de asimetría de los peciolos (*P1vsP2*) presentan unos valores de correlación elevados con este factor (mayores que|0,8|). Asimismo, excepto el grado de asimetría de los peciolos y, en menor medida, la longitud relativa del peciolo (*Lrpec*), la contribución a la varianza de la mayoría de las variables es muy uniforme (entre 0,15 y 0,18), sus comunalidades bastante elevadas (superiores a

Tabla 7.4.21. Forma de las inflorescencias. Estadísticos descriptivos de la variable *LIF/ DIF* por táxones. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.). N= tamaño muestral. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

TX	N	Rango Media \pm E.T.	
ED	123	[0,67 - 2,25]	1,42 \pm 0,03
EC	51	[2,25 - 8,50]	4,06 \pm 0,16
EO	58	[1,00 - 6,80]	4,15 \pm 0,14
EOS	21	[2,40 - 5,20]	3,57 \pm 0,16

Tabla 7.4.22. Cociente entre la longitud y el diámetro de las inflorescencias (*LIF/DIF*). Contraste de las diferencias entre los cuatro táxones estudiados. Resultados de las pruebas de U de Mann- Whitney . Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas, tras aplicar la Corrección Secuencial de Bonferroni.

Táxones comparados	Prueba de Mann- Whitney	
	U	Sig.
ED- EC	0,50	<0,001
ED- EO	114,00	<0,001
ED- EOS	0,00	<0,001
EC- EO	1343,50	0,410
EC- EOS	408,00	0,114
EO- EOS	406,50	0,024

Tabla 7.4.23. Correlación (coordenadas), contribución a la varianza y comunalidades de cada una de las variables con respecto a los factores 1, 2 y 3, correspondientes al ACP sobre los caracteres de la hoja de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.).

Variables	Coordenadas		Contribución a la varianza		Comunalidades	
	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2
<i>AH</i>	0,957	-0,122	0,178	0,013	0,917	0,932
<i>LH</i>	0,888	-0,361	0,153	0,112	0,788	0,918
<i>linear</i>	-0,894	-0,086	0,156	0,006	0,800	0,807
<i>lpec1</i>	0,971	0,123	0,183	0,013	0,942	0,957
<i>lpec2</i>	0,938	0,242	0,171	0,050	0,879	0,937
<i>lrpec</i>	-0,800	-0,465	0,124	0,186	0,640	0,856
<i>P1vsP2</i>	0,422	-0,849	0,035	0,619	0,178	0,898

Tabla 7.4.24. Matriz de correlación de las variables empleadas en el ACP sobre los caracteres foliares de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.).

	<i>AH</i>	<i>LH</i>	<i>linear</i>	<i>lpec1</i>	<i>lpec2</i>	<i>lrpec</i>	<i>P1vsP2</i>
<i>AH</i>	1,00	0,91	-0,90	0,90	0,83	-0,64	0,44
<i>LH</i>	0,91	1,00	-0,72	0,83	0,75	-0,49	0,61
<i>linear</i>	-0,90	-0,72	1,00	-0,81	-0,78	0,71	-0,27
<i>lpec1</i>	0,90	0,83	-0,81	1,00	0,97	-0,82	0,30
<i>lpec2</i>	0,83	0,75	-0,78	0,97	1,00	-0,88	0,22
<i>lrpec</i>	-0,64	-0,49	0,71	-0,82	-0,88	1,00	-0,05
<i>P1vsP2</i>	0,44	0,61	-0,27	0,30	0,22	-0,05	1,00

Tabla 7.4.25. Coordenadas de las poblaciones con respecto a los factores 1 y 2, correspondientes al ACP sobre los caracteres foliares de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Estos datos representan la correlación de cada una de las poblaciones con los distintos factores. Los códigos de las poblaciones pueden consultarse en la tabla 2.4.3.

Tx/ Pob	Factor 1	Factor 2
<i>E. decaisnei</i>		
EDB	-0,344	-0,879
EDC	-0,718	0,066
EDHP	-0,567	-0,842
EDM	-0,815	-0,66
EDSO	-1,069	-0,347
EDT	-1,02	-0,332
EDV	-1,134	-1,07
<i>E. callithyrsum</i>		
ECLA	0,797	-0,323
ECLE	1,239	-1,043
ECMO	1,243	-2,983
ECT	0,565	0,32
ECUANT	1,422	0,172
ECUARI	1,232	0,516
ECUU	1,12	1,739
ECVAL	1,785	1,238
<i>E. onosmifolium</i>		
EOA	-0,657	0,274
EOAP	-0,929	0,97
EOCH	-1,389	0,636
EOI	-1,213	1,025
EORIN	-0,13	0,361
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>		
EOSC	0,173	0,93
EOSGG	0,012	0,4
EOSP	0,394	-0,17

0,79; tabla 7.4.23.), y además mantienen entre sí valores de correlación altos (generalmente superiores a 0,7; tabla 7.4.24.). El signo de la correlación de estas variables con el factor principal es positivo en todos los casos excepto el grado de linealidad (*Linear*) y la longitud relativa del peciolo (*Lrpec*).

De las seis variables con mayor peso en el factor1, cuatro son medidas del tamaño de la hoja (*AH*, *LH*, *Lpec1* y *Lpec2*), y las otras dos (*Linear* y *Lrpec*) son variables derivadas de las anteriores. La longitud de las hojas, su anchura y las dos medidas de la longitud del peciolo mantienen entre sí correlaciones fuertes y positivas. A su vez, la alta correlación negativa que guarda el grado de linealidad con ellas indica que es un carácter que decrece linealmente con el aumento de tamaño de la hoja (tabla 7.4.24.). Finalmente, la longitud relativa del peciolo (*Lrpec*) guarda una correlación negativa y de poca intensidad con respecto a la longitud total de la hoja, lo que indica que es un carácter que decrece ligeramente con el tamaño de ésta. Por lo tanto, se puede decir que el factor 1 representa el tamaño de la hoja y, asociado a él, su grado de linealidad y el tamaño relativo del peciolo.

La disposición de las poblaciones a lo largo del factor principal sigue un gradiente creciente con respecto al tamaño general de la hoja y otro decreciente en relación con su grado de linealidad y la longitud relativa del peciolo. Por lo tanto, hacia el extremo negativo del eje se disponen las poblaciones cuyas hojas son, por término medio, más pequeñas, estrechas y/o con una mayor longitud relativa del peciolo. Contrariamente, aquéllas poblaciones que posean hojas de mayor tamaño, menos lineares y/o con una longitud relativa de los peciolos menor, tenderán a disponerse hacia el extremo positivo de dicho eje.

La proyección de los casos sobre el factor 1 muestra un gradiente definido en un extremo por las poblaciones de *E. onosmifolium* y *E. decaisnei* y, en el otro, por las de *E. callithyrsum*. Entre ambos extremos, pero más próximas a *E.*

callithyrsum, se encuentran las poblaciones de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (tabla 7.4.25., figura 7.4.4.).

El factor 2 retiene una media de 1,16 variables y el 16,61% de la varianza total. De todas ellas, sólo la variable *P1vsP2* posee un valor de correlación con este factor elevado, que es además negativo (-0,85), lo que indica su sentido decreciente a lo largo de este eje. De forma análoga, la contribución de *P1vsP2* a este factor (0,62) es mucho mayor que la del resto de las variables en su conjunto, aunque cabe destacar las de las variables *Lrpec* y *LH*, que contribuyen con 0,19 y 0,11 respectivamente. Por lo tanto, este factor representa el grado de asimetría de los peciolos. Las comunidades son muy altas en todos los casos (mayores que 0,8; tabla 7.4.23.).

La proyección de los casos sobre este factor no permite diferenciar entre las poblaciones de los táxones de *Virescentia*. Sin embargo, sí se observa un gradiente entre las de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*, en el que las primeras se encuentran situadas en el lado positivo del eje y las segundas principalmente en el lado negativo (tabla 7.4.25.).

7.4.3.2. Estudio descriptivo de las variables con posible valor diagnóstico de la hoja

De acuerdo con los resultados obtenidos en el ACP anterior, las variables seleccionadas para el estudio detallado de la forma y el tamaño foliares fueron las siguientes: la longitud de la hoja (*LH*) como medida de su tamaño y grado de linealidad; la longitud relativa del peciolo (*Lrpec*); y, finalmente, el grado de asimetría en las dos medidas del peciolo (*P1vsP2*). Los resultados de los estadísticos descriptivos por táxones correspondientes a cada una de las variables analizadas en la hoja, se detallan en el AnexoVI-tabla 7.4.26. A continuación pro-

Tabla 7.4.27. Caracteres florales. Contraste de las diferencias entre los cuatro táxones estudiados. Resultados de las pruebas de Tamhane y U de Mann-Whitney. Sig.: significación asintótica bilateral. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.). En rojo se destacan las diferencias significativas.

Variables	Táxones comparados	Diferencia medias	Error típico	Sig.	Prueba de Mann-Whitney	
					U	Sig.
LH	ED- EC	-68,94	4,40	<0,001	-	-
	ED- EO	39,02	4,46	<0,001	-	-
	ED- EOS	-9,62	4,01	0,104	-	-
	EC- EO	107,96	5,36	<0,001	-	-
	EC- EOS	59,32	4,99	<0,001	-	-
	EO- EOS	-48,64	5,04	<0,001	-	-
Lrpec	ED- EC	-	-	-	2325	<0,001
	ED- EO	3,41	1,70	0,132	-	-
	ED- EOS	10,03	1,42	<0,001	-	-
	EC- EO	-	-	-	1486	<0,001
	EC- EOS	-	-	-	3192	0,565
	EO- EOS	6,62	1,36	<0,001	-	-
Ps1vsPs2	ED- EC	-	-	-	6270,5	<0,001
	ED- EO	-	-	-	4430,5	0,850
	ED- EOS	-	-	-	3092	0,004
	EC- EO	-	-	-	1771,5	<0,001
	EC- EOS	-	-	-	3411	0,376
	EO- EOS	-	-	-	1053	<0,001

cedemos a describir los resultados obtenidos del análisis comparado de las variables foliares con posible valor diagnóstico.

- *Longitud de la hoja (LH)*. La mayor longitud foliar corresponde a las hojas de *E. callithyrsum* (209,05 ±3,75 mm), seguida por las de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (149,73 ± 3,29 mm), *E. decaisnei* (140,11 ± 2,30 mm) y *E. onosmifolium* (101,09 ±3,82 mm). Estas diferencias son significativas en todos los casos, excepto entre *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. decaisnei* (Welch= 141,21; g.l.1= 3; g.l.2= 169,11; p< 0,001; tabla 7.4.27.).

- *Longitud relativa del peciolo (Lrpec)*. Con respecto a esta variable *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* presentan unos valores similares (no significativos) entre sí (23,98 ±1,23%; 20,57 ±1,16%, respectivamente), pero significativamente mayores que los encontrados *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. callithyrsum* (13,96 ±0,71%; 13,75 ±0,57%, respectivamente). A su vez, las diferencias entre estos dos últimos táxones no son significativas (Kruskal- Wallis: $\chi^2= 83,28$; g.l.=3; p< 0,001; Welch: táxones comparados= ED, EO, EOS; estadístico= 29,65; g.l.1= 2; g.l.2= 126,53; p< 0,001; tabla 7.4.27.).

- *Grado de asimetría entre las dos medidas del peciolo (P1vsP2)*. El grado de asimetría del peciolo es máximo en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (3,63 ±0,50 mm) y *E. callithyrsum* (3,61 ±0,26 mm), y significativamente menor en *E. decaisnei* (3,26 ±0,41 mm) y *E. onosmifolium* (1,35 ±0,21 mm). No se observan diferencias significativas entre *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. callithyrsum*, ni entre *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* (Kruskal-Wallis: $\chi^2= 41,41$; g.l.=3; p< 0,001; tabla 7.4.27.).

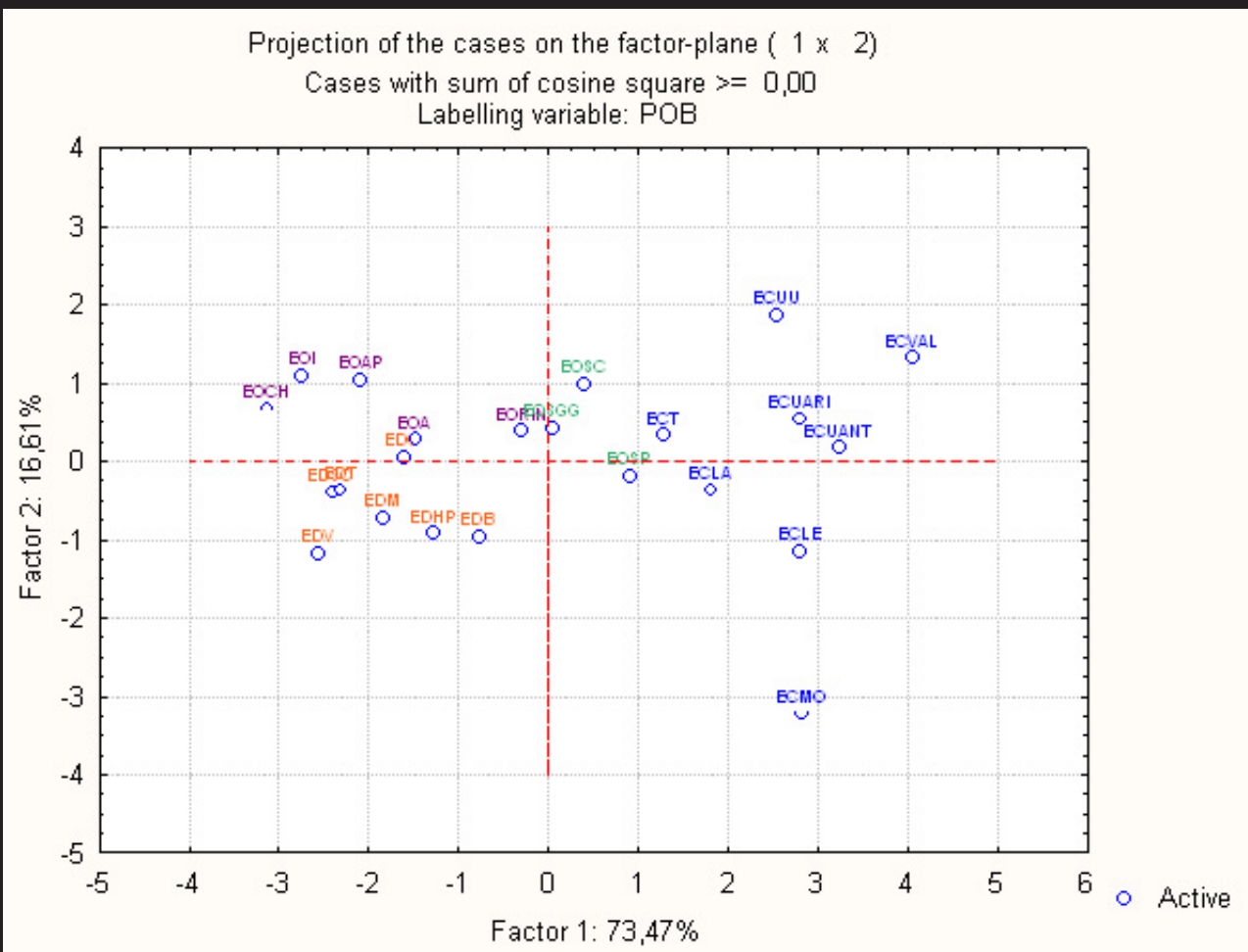


Figura 7.4.4. Proyección de las poblaciones sobre los factores 1 y 2, correspondiente al ACP realizado con las variables foliares de *E. decaisnei* (naranja), *E. callithyrsum* (azul), *E. onosmifolium* (violeta) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (verde). El código de las poblaciones puede consultarse en la tabla 2.4.3.

7.4.4. ANÁLISIS COMPARADO DE LOS CARACTERES DIAGNÓSTICOS DE LA FLOR Y LA HOJA ENTRE INDIVIDUOS HERMAFRODITAS Y FEMENINOS

7.4.4.1. Análisis comparado de la flor hermafrodita y pistilada

A continuación, se exponen los resultados del estudio comparativo ambos tipos de flores. Para simplificar la descripción de estos resultados y facilitar su lectura, no se nombrarán los descriptivos de estas variables. Estos datos pueden consultarse en el Anexo VII-tabla 7.4.28.

Cáliz

La longitud del sépalo 5 (L_{s5}) es mayor en las flores hermafroditas que en las pistiladas, en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*. Esta diferencia es significativa en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* pero no en *E. callithyrsum*. Por el contrario, en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la longitud del sépalo 5 es mayor en las flores pistiladas que en las hermafroditas, aunque esta diferencia no es significativa (Anexo VI-tabla 7.4.29.).

Corola

- *Tamaño del tubo*. En todos los táxones, la longitud del tubo en el pétalo 5 (L_{t5}) es significativamente mayor en las flores hermafroditas que en las pistiladas (Anexo VI-tabla 7.4.29.).
- *Tamaño de los lóbulos*. En los cuatro táxones, la longitud del quinto lóbulo (L_{l5}) es mayor en las flores hermafroditas que en las pistiladas. Estas diferencias son significativas en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*, pero no en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (Anexo VI-tabla 7.4.29.).

- *Grado de tubularidad del tubo de la corola (tubo)*. En todos los táxones excepto *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, las flores pistiladas son menos tubulares que las hermafroditas. Sin embargo, estas diferencias sólo son significativas en el caso de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* (Anexo VI-tabla 7.4.29.).
- *Longitud relativa de la corola y el cáliz (L_{gcoca})*. En los cuatro táxones, la longitud relativa de cáliz y corola en las flores pistiladas es significativamente menor que la de las flores hermafroditas (Anexo VI-tabla 7.4.29.).

Androceo

- *Punto de inserción de los estambres ($Li3-5$)*. En todos los casos (táxones y variables) se comprueba que la distancia del punto de inserción de los estambres en las flores pistiladas es significativamente menor que en las flores hermafroditas (Anexo VI-tabla 7.4.29.).
- *Longitud de los filamentos estaminales*. Análogamente, en todos los casos (táxones y variables) la flor femenina se diferencia significativamente de la hermafrodita por la menor longitud del filamento estaminal 5 (L_{e5} ; Anexo VI-tabla 7.4.29.).

Gineceo

- *Longitud del gineceo (L_{te})*. En todos los táxones, la longitud del gineceo es significativamente menor en las flores femeninas que en las hermafroditas (Anexo VI-tabla 7.4.29.).
- *Longitud media de las ramas estigmáticas ($medLre$)*. En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* la longitud media de las ramas estigmáticas es ligeramente mayor en las flores pistiladas que en las hermafroditas, mientras que en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* sucede lo contrario. Sin embargo, en ningún caso estas diferencias son significativas (Anexo VI-tabla 7.4.29.).

- *Longitud relativa del estigma en relación con la longitud total del gineceo (propgine)*. En los cuatro táxones, la longitud relativa del estigma con respecto a la total del gineceo es mayor en las flores pistiladas que en las hermafroditas. Esta diferencia es significativa en todos los táxones, excepto en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (Anexo VI-tabla 7.4.29.).

7.4.4.1. Análisis comparado de la hoja en individuos hermafroditas y femeninos

Seguidamente, pasamos a exponer los resultados del estudio comparativo de la hoja entre individuos femeninos y hermafroditas. Para simplificar la descripción de estos resultados y facilitar su lectura, no se nombraran los descriptivos de estas variables. Estos datos pueden consultarse en el Anexo VI-tabla 7.4.30.

- *Tamaño y grado de linearidad de la hoja*. En *E. decaisnei* las hojas de los individuos femeninos tienden a ser más largas y estrechas que las de los hermafroditas, pero las diferencias no son significativas. En *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* las hojas de los individuos femeninos son ligeramente más largas que las de los hermafroditas, y algo más alargadas. Pero tampoco en este caso las diferencias son significativas. Finalmente, en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, las hojas de los individuos femeninos son algo más cortas pero significativamente menos lineares que las de los hermafroditas (Anexo VI-tabla 7.4.31.).
- *Longitud relativa del peciolo (Lrpec)*. En los cuatro táxones la longitud relativa del peciolo con respecto a la longitud total de la hoja (*Lrpec*) es ligeramente mayor en los individuos femeninos que en los hermafroditas, aunque en ninguno de ellos esta diferencia es significativa (Anexo VI-tabla 7.4.31.).

- *Grado de asimetría del peciolo (P1vsP2)*. Excepto en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* el grado de asimetría del peciolo es siempre algo mayor en los individuos femeninos que en los hermafroditas. Pero estas diferencias no son significativas en ningún caso (Anexo VI-tabla 7.4.31.).

7.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN

7.5.1. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES FLORALES EN LA FLOR HERMAFRODITA

La proyección de las poblaciones sobre el **factor 1** (figura 7.4.1.) indica que en función del tamaño de las flores es posible diferenciar claramente las poblaciones de *E. decaisnei* de las de cualquiera de los táxones de *Virescentia* y, dentro de este grupo, las de *E. callithyrsum* de las de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Según este carácter no es posible, sin embargo, diferenciar las poblaciones de *E. onosmifolium* de las de los otros dos táxones de *Virescentia*.

Efectivamente (figura 7.5.1.), al comparar el tamaño de las distintas partes de la flor entre *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se comprueba que tanto el cáliz (*Lz5*) como la corola (*L15*, *L15*), el androceo (*L45*) y el gineceo (*L1e* y *Medre*) tienen un tamaño significativamente mayor en *E. decaisnei* que en cualquiera de los táxones de *Virescentia* y, dentro de este grupo, significativamente mayor en *E. callithyrsum* que en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Sin embargo, las diferencias entre *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* con *E. onosmifolium* no son tan claras. Esto es así porque:

- Con respecto a *E. callithyrsum*, las flores de *E. onosmifolium* poseen una corola, estambres y gineceo significativamente menores, pero su cáliz es significativamente más largo y sus puntos de inserción similares.

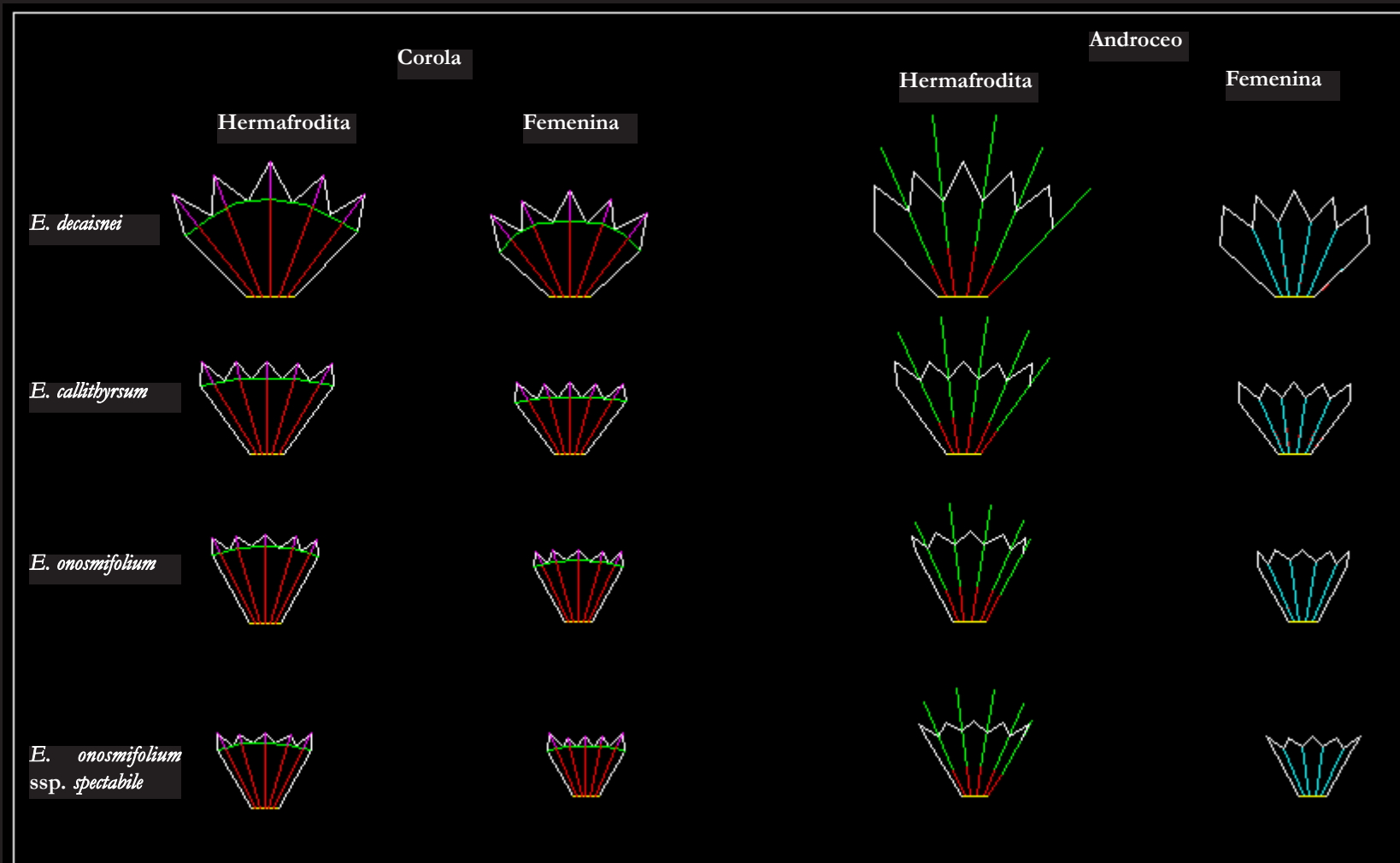


Figura 7.5.1. Esquema comparado de la corola y el androceo de la flor hermafrodita y femenina por táxones. Los esquemas se han realizado a partir de los valores medios obtenidos para cada variable, mediante el programa Auto-Cad (Diseño: Juan Manuel Mora Vicente).

- Con respecto a *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, aunque *E. onosmifolium* posee flores mayores cualquiera que sea la variable elegida, en la mitad de los casos (*L5*, *L6*, *Medtre*) estas diferencias no son significativas.

El tamaño de la flor es un carácter con una gran importancia sobre el tipo de cruzamiento. En general se considera que está positivamente relacionado con el grado de atracción que ejerce una flor sobre los polinizadores. Dado que desarrollar flores de mayor tamaño requiere un esfuerzo energético superior que el necesario para desarrollar flores más pequeñas, en general los táxones autógamos desarrollan flores más pequeñas, lo que a su vez suele facilitar los mecanismos de autogamia (ELLE & CARNEY, 2003, y referencias en él; ver también Capítulo 4, apartado 4.5.4.). A lo largo de los capítulos precedentes (ver Capítulo 4, apartado 4.5.4. y Capítulo 5, apartado 5.5.) hemos analizado diversos caracteres florales que señalan a la flor de *E. decaisnei* como más alógama que la de cualquiera de los táxones de *Virescentia* y, dentro de este grupo, a la de *E. callithyrsum* como más alógama que las dos subespecies de *E. onosmifolium*. Los resultados relativos el tamaño floral de estos táxones apoyan esta hipótesis.

Comparativamente, las poblaciones de *E. decaisnei* se extienden sobre una porción del factor 1 muy superior a la de cualquiera de los táxones de *Virescentia*, e incluso mayor a la que ocupan los tres juntos. Este hecho podría explicarse pues, a diferencia de estos últimos, *E. decaisnei* habita en una amplísima gama de ecosistemas (ver Capítulo 2, apartado 2.4.2.), lo que sin duda condiciona y permite el desarrollo de una gama mayor de tamaños florales. Sin embargo, la distribución de sus poblaciones no parece responder a criterios geográficos, ni climáticos, ni edáficos.

Comparando los datos obtenidos en nuestro estudio sobre el tamaño floral con los encontrados en los antecedentes, destacan los siguientes aspectos:

- *Cáliz*. Los datos previos sobre el tamaño del cáliz en *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (BRAMWELL, 1972a; KUNKEL, 1976; tabla 7.5.1. y Anexo VI- tabla 7.4.5.) se encuentran dentro el rango de variación detectado en nuestro estudio, aunque en general estiman unas medias ligeramente mayores y/o unos menores rangos de variabilidad. Por el contrario en el caso de *E. decaisnei* las biometrías previas ofrecen unos resultados claramente inferiores, pues estiman la longitud del cáliz en “hasta 7 mm”, cuando nuestros datos reflejan una media superior a éste valor cualquiera que sea el sépalo elegido, y un máximo de 14 mm (BRAMWELL, 1972a; tabla 7.4.1. y Anexo VI- tabla 7.4.5.).
- *Corola*. Desconocemos si los datos previos sobre la longitud de la corola se referían a su longitud total o sólo en la zona del tubo. Tampoco sabemos en qué pétalos se realizaron las medidas de los lóbulos. No podemos, por lo tanto, llevar a cabo un análisis comparativo entre estos y nuestros resultados. No obstante hay que señalar que, independientemente de como se realizaran esas medidas, en esos datos se reflejan claramente las diferencias de tamaño existente entre los tres táxones de *Virescentia*, pero no el mayor tamaño de las flores de *E. decaisnei* (cuyas flores, según estos trabajos, serían más pequeñas que las de *E. callithyrsum*, tabla 7.5.1.).
- *Gineceo*. Sólo existen datos sobre *E. decaisnei* (tabla 7.5.1.; BRAMWELL, 1972a). Según ellos, la longitud del estigma es por término medio ligeramente menor que la que reflejan nuestros resultados, y su valor máximo claramente inferior.

Parece evidente, por tanto, que los datos previos sobre biometrías florales reflejan unos valores medios más o menos similares a los de nuestro estudio en el caso de los táxones de *Virescentia*, pero claramente inferiores en el caso de *E. decaisnei*.

Tabla 7.5.1. Medidas previas de la flor y de la inflorescencia en *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsus* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). El número entre paréntesis indica la fuente bibliográfica de los datos, según el siguiente criterio: (1)= BRAMWELL, 1972a; (2)= KUNKEL, 1976; (3)= WEBB & BERTHELOT, 1844; (4)= WEBB (1867).

Variables		ED	EC	EO	EOS
Flor	<i>Longitud del cáliz</i>	hasta 0,7 cm (1)	0,4- 0,8 cm (1)	0,5- 0,6 cm (1)	0,3- 0,5 cm (2)
	<i>Longitud de la corola</i>	1,0- 1,4 cm (1)	1,0- 1,5 cm (1)	1,0 cm (1)	0,7- 0,9 cm (2)
	<i>Lóbulos de la corola</i>	2- 3 mm (1)	2- 3 mm (1)	2 mm (1)	sin datos previos
	<i>Estigma</i>	1- 1,2 mm (1)	sin datos previos	sin datos previos	sin datos previos
	<i>Forma de la corola</i>	Anchamente infundibuliforme, con una garganta ancha y abierta (1)	Infundibuliforme (1)	Infundibuliforme, con un tubo estrecho (1)	sin datos previos
Inflorescencia				Estrechamente cilíndrico-tubulosa (3)	
	<i>Longitud</i>	hasta 20 cm (1)	10- 14 cm (1)	15- 20 cm (1)	20 cm o más (2)
	<i>Anchura</i>	sin datos previos	sin datos previos	sin datos previos	8 cm (2)
	<i>Forma</i>	Anchamente cónica (1)	Tirso ovado (1)	Tirso estrecho y cilíndrico, que se va estrechando hacia el ápice (1)	cilíndrica (2)
		Ovada (3)	Cilíndrico-elongado (4)		
	<i>Densidad de cincinos</i>	Densa (1) Poco densa (3)	De laxa a densa (1) Racimos densamente dispuestos (4)	Un poco laxas (3)	sin datos previos

Con respecto a la relación de tamaño que mantienen entre sí los distintos elementos de cada uno de los verticilos florales, nuestros resultados confirman la existencia en *E. decaisnei*, *E. callithyrsus*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* del patrón general de simetría bilateral propio del género (ver apartado 7.1.). Dicho patrón se estructura sobre un plano central que pasa: en el cáliz, por el centro del sépalo 3 y por la línea de fusión de los sépalos 1 y 5 (Lx_7); en la corola, entre la línea de unión de los pétalos 1 y 5 (“pétalos gemelos”) y el centro del pétalo 3 (o “impar”); en el androceo, pasaría por el estambre 5 y por un punto medio entre los estambres 2 y 3 (figura 7.5.2.). Basándonos en este patrón vamos a extrapolar los resultados obtenidos en una de las mitades simétricas de la flor, para discutir sobre la forma general de ésta.

Cáliz

En los cuatro táxones el tamaño de los sépalos es, de mayor a menor y por este orden, el de los pares 1-5, 2-4 y, finalmente, el del sépalo 3. No obstante, *E. decaisnei* se distingue de los tres táxones de *Virescentia* porque en él el tamaño de los pares de sépalos 1-5 y 2-4 es más parecido.

Con respecto a la discusión sobre si el grado de variabilidad de los caracteres del cáliz es o no mayor que el de la corola (ver apartado 7.1.), basándonos en el error típico de estas variables (tabla 7.4.5.) podemos afirmar que ambos son bastante similares.

Corola

- *Tamaño de los pétalos en el tubo de la corola.* En relación con este carácter se ha encontrado una importante diferencia entre *E. decaisnei* y los tres táxones de

Virescentia: mientras que en el primero la longitud del tubo de la corola es máxima en el pétalo 3 y a partir de este punto decrece simétricamente hacia los pétalos 1 y 5, en los táxones de *Virescentia* sucede lo contrario. Es decir, en este grupo la longitud del tubo de la corola es máxima en los pétalos 1 y 5, y experimenta un decrecimiento progresivo hacia el pétalo 3. Si, como siguiendo nuestro método, se realiza la disección de la flor siguiendo la línea de fusión de los sépalos 1 y 5, la diferente longitud de los pétalos se manifiesta de forma simétrica sobre el pétalo 3, siendo fácilmente observable en función del grado de concavidad-convexidad de la forma resultante (ver figura 7.5.1.). Cuando se observa la corola cerrada, estas diferencias entre los distintos pétalos se traducen en que en el caso de *E. decaisnei* el lado adaxial del tubo de la corola se encuentra más prolongado que el abaxial, mientras que en los táxones de *Virescentia* la prolongación del tubo de la corola por los lados abaxial y adaxial es bastante similar (figura 7.5.2.).

Estos resultados confirman las observaciones de JOHNSTON (1953) acerca de la regularidad del limbo floral en los táxones macaronésicos de *Echium* y, en concreto en *E. decaisnei* (ver apartado 7.1.). A pesar de su importancia sobre la morfología floral, es un carácter que ha pasado desapercibido en las descripciones originales de estos táxones (WEBB, 1844 y 1867; WEBB & BERTHELOT, 1844; KUNKEL, 1976) y también en la revisión del género que hizo BRAMWELL (1972a). Nuestros resultados indican que es un carácter que podría tener valor diagnóstico. En este sentido consideramos que desde un punto de vista biométrico se podría cuantificar como la diferencia en las longitudes de los lóbulos 3 y 5 en el tubo de la corola.

- *Tamaño de los lóbulos de la corola*. El tamaño de los lóbulos de la corola es más uniforme en los tres táxones de *Virescentia* que en *E. decaisnei*. No obstante, en todos ellos los lóbulos gemelos son significativamente más grandes que el resto. Tras ellos, el lóbulo impar es el de mayor tamaño, aunque sus diferencias con los lóbulos laterales sólo son significativas en el caso de *E. decaisnei*.

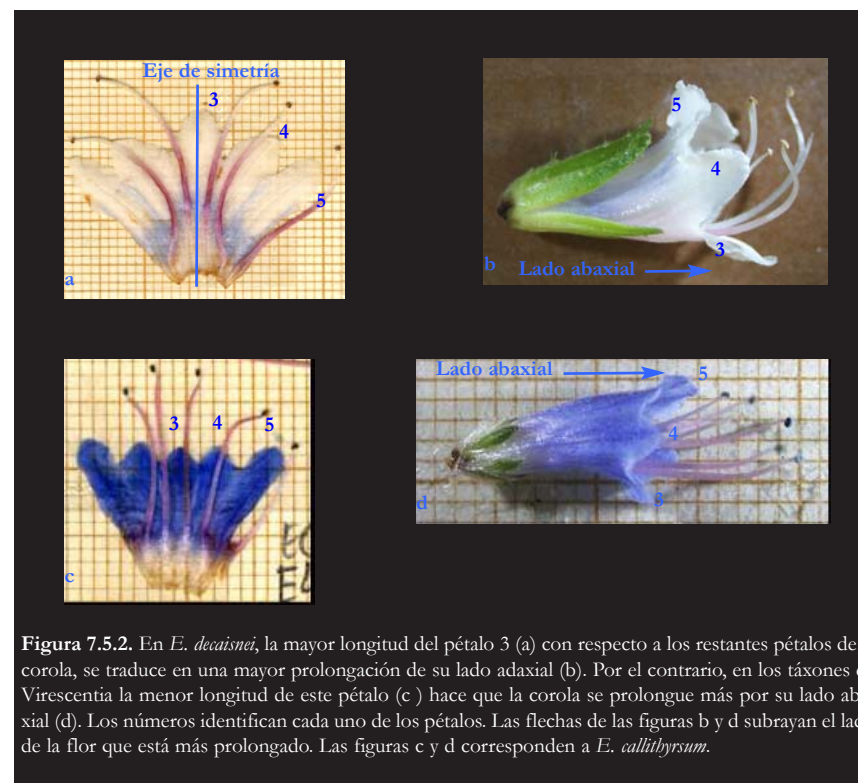


Figura 7.5.2. En *E. decaisnei*, la mayor longitud del pétalo 3 (a) con respecto a los restantes pétalos de la corola, se traduce en una mayor prolongación de su lado adaxial (b). Por el contrario, en los táxones de *Virescentia* la menor longitud de este pétalo (c) hace que la corola se prolongue más por su lado abaxial (d). Los números identifican cada uno de los pétalos. Las flechas de las figuras b y d subrayan el lado de la flor que está más prolongado. Las figuras c y d corresponden a *E. callithyrsnum*.

El tamaño de los lóbulos de la corola junto con la disposición que adoptan en la flor son dos factores determinantes del diámetro frontal de la corola, carácter que como hemos visto en capítulos anteriores (Capítulo 4, apartado 4.5.3.1. y Capítulo 5, apartado 5.5.) tiene un papel fundamental en la atracción de los polinizadores y, consecuentemente, sobre la tasa de alogamia. La disposición general de los lóbulos en *E. decaisnei* corresponde al tipo que hemos denominado “desplegada”, mientras que la de los táxones de *Virescentia* corresponde al tipo “corola cerrada” (Capítulo 4, apartado 4.5.3.1.). Aunque dentro de este grupo definimos un gradiente en el que *E. callithyrsum* representa las formas más abiertas, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* las más cerradas y *E. onosmifolium* las intermedias. Estos resultados van en paralelo con el del tamaño de los lóbulos de la corola, lo que apoya la idea de que en función de estos caracteres la flor de *E. decaisnei* probablemente se comporta de forma más alógama que la de cualquiera de los táxones de *Virescentia*, la de *E. callithyrsum* más que las subespecies de *E. onosmifolium*, y *E. onosmifolium* más que *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Androceo

El factor 2 está definido principalmente por el punto de inserción de los estambres 1, 4 y 5. Como veremos a continuación, el estudio detallado de estas variables revela que las principales diferencias entre táxones no se deben a la mayor o menor distancia que cada estambre, independientemente del resto, mantiene con la base de la corola, sino al patrón conjunto de inserción de los cinco.

Según su punto de inserción en la corola, se diferencian tres grupos de estambres: el par adaxial (estambres 2 y 3), que se inserta en un punto de la corola más alto que el resto; los estambres 1 y 4, insertos en un nivel intermedio; y el estambre 5, inserto en un punto muy inferior al de los anteriores. Lo

que diferencia principalmente a *E. decaisnei* de los táxones de *Virescentia* es que: 1. proporcionalmente a la longitud de la corola, el grupo de estambres 1, 4 y 5 se insertan en un punto mucho más bajo que en los táxones de *Virescentia*; 2. por el contrario, el punto de inserción del par 2-3 se sitúa a una altura muy superior; 3. consecuentemente, en *E. decaisnei* el grupo de estambres 1, 4 y 5, y el formado por el par 2-3 mantienen unas diferencias mucho mayores con respecto a sus puntos de inserción. Por su parte, los tres táxones de *Virescentia* presentan un patrón común de inserción de los estambres en la corola, en el sentido de que los tres mantienen unas proporciones similares con respecto a las diferencias en la altura de inserción de los pares 1-4, 2-3 y del estambre 5 (ver figuras 7.5.1. y 7.5.2.). Vamos a analizarlo más detalladamente:

- El punto de inserción del estambre 5 mantiene una correlación muy débil con la longitud de la corola (ver Anexo VI-tabla 7.4.2.), lo que indica que es un carácter que no prácticamente no varía en función del tamaño de ésta. De hecho, a pesar de que el tamaño de la corola de *E. decaisnei* es significativamente mayor que el de cualquiera de los táxones de *Virescentia*, su quinto estambre se inserta a una altura menor. Según vimos en el Capítulo 4 (apartado 4.5.2.), el punto de inserción de este estambre es probablemente el factor que determina la accesibilidad al néctar de los insectos de aparato chupador corto (figura 4.5.6). Por lo tanto, cualquier variación en él podría tener importantes repercusiones reproductivas. Desde este punto de vista se puede explicar su carácter constante frente a las fluctuaciones del tamaño floral.
- Contrariamente, el punto de inserción del par 2-3 mantiene una buena correlación con la longitud de la corola. Por lo tanto las diferencias observadas entre los distintos táxones con respecto a los puntos de inserción de estos estambres parecen estar relacionadas con las diferencias de tamaño de sus flores.

- Por su parte, el par 1-4 presenta características intermedias entre los anteriores. Su correlación con el tamaño de la corola es bajo, pero algo mayor que el del estambre 5. Por lo tanto, se trata de un carácter relativamente estable entre táxones, aunque depende en parte del tamaño de las flores.

La proyección de las poblaciones sobre el factor 2 no revela una estructura que permita asociarlas con su respectiva adscripción taxonómica (figura 7.4.1.). Es más, ni siquiera nos permite distinguir las poblaciones de *E. decaisnei* de las de los táxones de *Virescentia*. Ello es lógico pues, como acabamos de explicar, aunque existen importantes diferencias en el patrón de inserción de los estambres entre ambos grupos, estas diferencias sólo se ponen de manifiesto al estudiar conjuntamente los cinco estambres y no, como en el caso del ACP que nos ocupa, estudiando independientemente cada uno de ellos. En este sentido quizá sería provechoso reconsiderar la sugerencia realizada en el Capítulo 4 (apartado 4.5.2.), relativa a conveniencia que desde un punto de vista ontogénico tendría el considerar de manera conjunta el punto de inserción de los cinco estambres a través del grado de inclinación del borde entre las regiones sintapétala y apostapétala (p.e. calculando la distancia entre el estambre 3 y 5, o transformando los datos morfométricos cuantitativos de los puntos de inserción en clases cualitativas del grado de inclinación entre las dos regiones de la corola).

El punto de inserción es un carácter clave pues en relación con él los estambres poseen una serie de caracteres estructurales de importancia fundamental en la arquitectura de la flor y la biología de la polinización de estas especies. En el Capítulo 4 (apartado 4.5.2.) hemos examinado cómo la disposición de los filamentos estaminales en el interior de la corola conforma un *estrechamiento* en la base del tubo, y con él la división interna de la corola en dos compartimentos: una *cámara interior* en la zona proximal y un *recibidor* en la mitad distal. Tras realizar un análisis comparado las características estructurales del *estrechamiento* entre los distintos táxones, hemos llegado a la conclusión de que: 1. existen claras diferencias entre *E. decaisnei* y los tres táxones de *Virescentia*, que principal-

mente se basan en la disposición que adopta el estambre 5 y, en menor medida, los estambres 1 y 4, en cada uno de estos grupos; 2. estas diferencias en la estructura interna de la flor pueden tener importantes consecuencias sobre el modo de entrada de los polinizadores en la flor y, consecuentemente, sobre el modo de deposición del polen.

La importancia fundamental que tiene la disposición de los estambres en el interior de la corola unido a las diferencias que existen tanto en su patrón de inserción como en su sinorganización en la formación del *estrechamiento* entre *E. decaisnei* y los tres táxones de *Virescentia*, podrían indicar su valor como carácter diagnóstico a nivel de sección. Este resultado se encontraría apoyado por las observaciones que durante estos años hemos realizado en muchos otros táxones leñosos del género, según las cuales la estructura del *estrechamiento* es un carácter que varía fundamentalmente entre secciones. Esta conclusión sobre el valor diagnóstico del punto de inserción de los estambres contradice la opinión de DE COINCY (1903) pues, al menos en los cuatro táxones estudiados, el punto de inserción no parece tener importancia taxonómica en la delimitación de las especies. Pero también contradice la de BRAMWELL (1972a), que consideró que es un carácter sin valor diagnóstico (ver apartado 7.1.).

Finalmente, con respecto al factor 3 hemos comprobado que la combinación formada por los caracteres del estigma (longitud relativa con respecto al estilo, *proppine*, y longitud promedio de las ramas estigmáticas, *medlre*), la relación que mantienen la longitud del cáliz y la corola (*lgcoca*) y el grado de tubularidad de ésta (*tubo*), permite diferenciar entre sí con claridad las poblaciones de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*. Entre medias de ambos grupos se disponen las poblaciones de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. De acuerdo con su proyección sobre el factor 3, estas últimas forman un gradiente intermedio en el que no es posible diferenciarlas de las de los anteriores táxones aunque, no obstante, se encuentran más próximas a las de *E. callithyrsum* que a las de la otra subespecie de *E. onosmifolium*. La disposición de las poblaciones de *E. decaisnei* sobre este

eje no permite establecer diferencias entre sus poblaciones y las de cualquiera de los tres táxones de *Virescentia* (figura 7.4.2.).

La longitud media de las ramas estigmáticas es un carácter altamente correlacionado con las demás variables biométricas de la flor. Por lo tanto, lo que refleja principalmente este carácter son las diferencias de tamaño florales que existen entre las especies (ver discusión del factor 1). Con respecto a las restantes variables que definen este eje, los resultados de su estudio descriptivo revelan que *E. callithyrsum* se diferencia significativamente de *E. onosmifolium* con respecto a todas ellas. En concreto, tanto la longitud del estigma como las longitudes relativa estigma- gineceo y corola- cáliz son por término medio significativamente mayores en *E. callithyrsum*, mientras que su grado de tubularidad es significativamente menor.

La posición intermedia de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* puede explicarse porque: 1. si bien con respecto a las variables del estigma presenta unas medidas similares a la de la subespecie *onosmifolium*, difiere significativamente en su mayor *ratio* corola/ cáliz y en su menor grado de tubularidad; 2. con respecto a *E. callithyrsum* comparte unas longitudes estigma/estilo y corola/cáliz similares, pero la longitud media de sus ramas estigmáticas es significativamente menor y su grado de tubularidad significativamente mayor.

Con respecto a *E. decaisnei*, la interpretación resulta confusa. Ello se debe a que el signo de las diferencias que mantiene con respecto a los tres táxones del grupo *Virescentia* cambian según la variable analizada. Así, mientras que su *ratio* corola-cáliz es significativamente menor, tanto la longitud media de las ramas estigmáticas como su grado de tubularidad son significativamente mayores (es decir, sus flores son significativamente menos tubulares), mientras que la longitud relativa estigma-estilo es similar a la de los táxones de *Virescentia*. Pero además, de nuevo la diversidad de condiciones ambientales en las que habita esta especie podría condicionar una mayor amplitud de distribución de las poblacio-

nes sobre este eje. No obstante, al igual que en el caso de los factores anteriores, esta distribución no se ajusta a criterios geográficos, climáticos, o edáficos.

Excepto en lo que se refiere a la estructura celular del estigma (HESLOP-HARRISON, 1981), los caracteres del gineceo han recibido muy poca atención en las descripciones morfológicas de los distintos táxones del género *Echium*. Algunas de las investigaciones llevadas a cabo en el género hermano *Lobostemon* indican sin embargo que podrían tener valor diagnóstico (BUYS, 1997 y 2001). En este sentido quizá sería conveniente realizar estudios más detallados sobre el valor taxonómico del gineceo y especialmente de la morfología del estigma.

La existencia de diferencias en el grado de tubularidad de estas especies es un carácter que recogen tanto WEBB & BERTHELOT (1844) como BRAMWELL (1972a) en la descripción de estas especies. Nuestros resultados coinciden bastante bien con dichas descripciones (ver tabla 7.5.1.). No obstante, consideramos que el índice de tubularidad que hemos empleado tiene un carácter más estándar y además ofrece una posibilidad de medición más precisa para este carácter.

En resumen, de los resultados de este ACP se extraen los siguientes caracteres diagnósticos:

1. Caracteres diagnóstico que distinguen a *E. decaisnei* de los tres táxones de *Virescentia*:

- mayor tamaño floral
- patrón de inserción de los estambres en la corola distinto, caracterizado principalmente por la existencia de unas mayores diferencias en la altura del punto de inserción de los pares de estambres 1-4, 2-3 y el estambre 5

- menor grado de tubularidad de la corola

- menor longitud relativa corola/cáliz

Además de estos caracteres, se han detectado otros que también podrían tener valor diagnóstico. Son los siguientes:

- mayor regularidad del tamaño de los sépalos 1, 2, 4 y 5

- la longitud del tubo de la corola decrece significativamente desde el pétalo 3 hacia los pétalos 1 y 5, mientras que en el grupo de *Virescentia* se observa el patrón inverso. Estas diferencias se traducen en que en la flor de *E. decaisnei* el lado adaxial del tubo de la corola está más prolongado que el abaxial, mientras que en la de *Virescentia* la prolongación por ambos lados es similar

- mayores diferencias en el tamaño de los lóbulos gemelos, laterales e impar

2. Caracteres diagnóstico que distinguen a *E. callithyrsum* de *E. onosmifolium*

- mayor tamaño de la corola, estambres y gineceo

- menor grado de tubularidad de la corola

- mayor longitud relativa corola/ cáliz

- mayor longitud relativa de las ramas estigmáticas con respecto a la longitud total del gineceo

3. Caracteres diagnóstico que distinguen a *E. callithyrsum* de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*

- mayor tamaño floral

- menor grado de tubularidad de la corola

4. Caracteres diagnóstico entre *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*

- mayor longitud del cáliz

- mayor grado de tubularidad de la corola

- menor longitud relativa corola/ cáliz

7.5.2. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE LA INFLORESCENCIA

En el ACP realizado a partir de los caracteres de la inflorescencia el factor principal está definido por una combinación de variables relativas a la oferta floral y la longitud de las inflorescencias (*FLIF*, *LIF*, *CCIF*, *LIF-DIF* y *FLCC*), mientras que el factor 2 representa la anchura de las inflorescencias (*DIF*) y, en menor medida, su densidad media de cincinos (*DCC-IF*).

En relación con el tamaño de las inflorescencias, lo que diferencia fundamentalmente las especies de *Virescentia* de *E. decaisnei*, es que las primeras producen un número significativamente mayor de flores y además son significativamente más largas, menos anchas y, por lo tanto, significativamente más alargadas (entre 3,5 y 4 veces). Este último resultado confirma, completa y cuantifica la caracterización realizada por BRAMWELL (1972a), quien definió las inflorescencias de la sección *Decaisnea* como “cónicas” y las de *Virescentia* como “cilíndricas” (ver figura 7.5.3.).

Dentro del grupo de *Virescentia*, *E. callithyrsum* se diferencia significativamente de las dos subespecies de *E. onosmifolium* tanto por el mayor tamaño de sus inflorescencias (en longitud y anchura) como por su mayor oferta floral. Por



Figura 7.5.3. Las inflorescencias de *E. decaisnei* son más pequeñas y cónicas que las de los táxones de *Virescentia* (más cilíndricas y alargadas). Figura a: pliego de herbario de una inflorescencia de *E. decaisnei*. Figura b: pliego de herbario de una inflorescencia de *E. callithyrsum*.

el contrario, las diferencias entre estas dos subespecies son poco claras y de hecho no son significativas salvo en lo que respecta a su longitud (significativamente mayor en el caso de *E. onosmifolium*).

En el apartado anterior hemos discutido de qué manera podría afectar a la tasa de alogamia de estos táxones el diferente tamaño que tienen sus flores. Sin embargo, con respecto a la atracción floral la unidad a considerar no es tanto la flor sino la inflorescencia (ver Capítulo 6, apartado 6.1.). Desde este punto de vista se puede considerar que *E. decaisnei* y los tres táxones de *Virescentia* siguen estrategias diferentes: en el primer caso se apuesta por el desarrollo flores de mayor tamaño pero de un menor número de flores por inflorescencia, mientras que en el segundo desarrollan flores de un menor tamaño pero un número de ellas mucho mayor por inflorescencia. Y no es esta la única diferencia. Como vimos en el Capítulo 4 (apartados 4.5.5. y 4.5.6.), en *E. decaisnei* existen fenómenos de heterocromía floral fenológica, que suceden de manera simultánea a los cambios sexuales de la flor y de los niveles de recompensa que ofrece, y que podrían actuar como promotores de la alogamia. Este tipo de fenómenos de heterocromía fenológica con carácter sistemático no se han observado en ninguno de los tres táxones de *Virescentia*. Con respecto a este último grupo cabe señalar que los datos sobre el tamaño y la oferta de la inflorescencia se suman a los ya existentes sobre la morfología floral, reforzando la hipótesis de que *E. callithyrsum* es un taxon más alogamo que las dos subespecies de *E. onosmifolium*.

La mayor anchura y menor longitud de las inflorescencias de *E. decaisnei*, hacen que su forma sea “anchamente cónica”, coincidiendo con la descripción de BRAMWELL (1972a). No obstante, suele suceder que en esta especie los tres o cuatro primeros cincinos de la base tienen una longitud mucho menor que la media de los cincinos de esa zona (ver a continuación). En ocasiones, este fenómeno afecta a un número mayor de cincinos, pudiendo conferir a la inflorescencia la forma “ovada” con que fue descrita por WEBB (1844).

Como indicamos en la introducción, el tipo de cincino está descrito como simple en *E. decaisnei* y doble en *E. callithyrsum* (BRAMWELL, 1972a). Según nuestras observaciones, en el caso de las dos subespecies de *E. onosmifolium* los cincinos también son dobles. También existen indicaciones sobre la existencia de ramificaciones basales en la inflorescencia en *E. callithyrsum* WEBB (1867) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (KUNKEL, 1976). Según hemos observado, normalmente en los cuatro táxones los cincinos basales suelen presentar más de dos ramificaciones. En el caso de *E. decaisnei* estos cincinos no suelen dividirse en más de tres o cuatro ramas (que denominaremos *cincinos múltiples*), pero en el caso de los tres táxones de *Virescentia* el número de divisiones puede ser muy superior, formando auténticas mini-inflorescencias (o *ramificaciones*) basales.

Los cincinos dobles se estructuran en un primer tramo común, a partir del cual se dividen en dos ramillas. En el punto de separación de ambas siempre se encuentra una flor (o puntualmente dos; figura 7.5.4.). En el caso de los *cincinos múltiples*, cuando el número de divisiones no es muy elevado, la estructura de la ramificación sigue un patrón similar (un eje principal que se subdivide en dos y estos a su vez en otros dos, con una flor central en el punto de separación de las ramillas). Sin embargo, a medida que el número de estas ramificaciones aumenta, comienzan a organizarse entorno a un eje principal, de manera similar al que adoptan el resto de los cincinos de la inflorescencia. Es así que se forman las *ramificaciones basales* de la inflorescencia. Este tipo de ramificaciones son según nuestras observaciones un fenómeno absolutamente frecuente en los tres táxones de *Virescentia* y prácticamente inexistente en *E. decaisnei*.

Otro dato que queremos destacar es que, dejando a un lado los cincinos múltiples y las ramificaciones basales de la inflorescencia, la longitud de los cincinos es decreciente desde la base hacia el ápice. A pesar de ello, es relativamente frecuente (especialmente en los táxones de *Virescentia*) que los primeros cincinos de la base tengan una longitud muy inferior a la media de los que se encuentran en esa zona de la inflorescencia.



Figura 7.5.4. En *E. decaisnei* (imagen a) los cincinos son simples. Por el contrario, en los táxones de *Virescentia* son dobles (imagen b: *E. callithyrsum*).

Con respecto a los tres táxones de *Virescentia*, la forma general de sus inflorescencias coincide con la descrita en los trabajos previos (ver tabla 7.5.1.). Sobre la descripción que hizo BRAMWELL (1972a) sobre la forma “ovada” de las inflorescencias de *E. callithyrsum* queremos realizar una precisión. Al igual que sucede en *E. decaisnei*, y generalmente con mayor frecuencia, en *E. callithyrsum* se observa que los primeros cincinos de la base tienen una menor longitud que el resto, pudiendo conferir a la inflorescencia una forma “ovada” o, tal y como lo define el propio BRAMWELL (1972a) en *E. onosmifolium*, “que se atenúa hacia la base”.

A la vista de lo expuesto consideramos que nuestros resultados y las descripciones cualitativas de la forma de las inflorescencias son bastante coincidentes. No obstante, nuestro índice de alargamiento es una medida mucho más precisa y menos sujeta a la subjetividad.

Con respecto al tamaño de las inflorescencias, si se comparan los resultados obtenidos con los de los antecedentes bibliográficos (ver tabla 7.5.1. y Anexo VI- tabla 7.4.5.) se comprueba que en casi todos los casos la información disponible supone una cierta infravaloración de su tamaño real. En concreto, las estimas previas sobre la longitud de las inflorescencias son, excepto en *E. callithyrsum*, adecuadas en cuanto a los valores medios, pero no ofrecen una estima apropiada de los máximos. En el caso de *E. callithyrsum* dichas estimas suponen una seria infravaloración de la longitud de sus inflorescencias (las estimas anteriores otorgaban una longitud de entre 10 y 14 cm a las inflorescencias de este taxon -BRAMWELL, 1972a- mientras que, según nuestros datos, la media se sitúa en 31,5 cm y el valor máximo registrado es de 68 cm). Con respecto al diámetro, los datos correspondientes al único taxon para el que se disponía de información previa (*E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, KUNKEL, 1976), lo sobreevalúan ampliamente (en concreto, le otorgaban un diámetro de 8 cm mientras que la media de nuestros datos es de 4,5 y el valor máximo de 6 cm).

Finalmente, de acuerdo con la densidad de cincinos por inflorescencia se pueden definir dos grupos: el formado por *E. decaisnei* y las dos subespecies de *E. onosmifolium*, cuya densidad es similar entre sí (aproximadamente 4mm de distancia internodal) y significativamente mayor que la de *E. callithyrsum* (5mm de distancia internodal). Consideramos que de nuevo el índice que hemos empleado para cuantificar este carácter es bastante útil a la hora de sistematizar una medida en la que la mera percepción ocular puede llevarnos a errores y a realizar descripciones con una considerable falta de precisión, como de hecho así queda patente al comparar estos resultados con la mayoría de las descripciones previas sobre este carácter (WEBB, 1844 y 1867; WEBB & BERTHELOT, 1844; BRAMWELL, 1972a; ver tabla 7.5.1.).

Analizando de manera conjunta la proyección de las poblaciones sobre los factores 1 y 2 (figura 6.4.3.), los principales diferencias que se extraen entre *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* son las siguientes:

- Los tres táxones de *Virescentia* se diferencian de *E. decaisnei* en virtud de la mayor longitud, grado de alargamiento y número de flores de sus inflorescencias, así como porque éstas poseen cincinos dobles y, normalmente, también ramificaciones basales.
- *E. callithyrsum* se distingue claramente de las de las dos subespecies de *E. onosmifolium* por el mayor tamaño de sus inflorescencias, su mayor número de flores y su menor densidad de cincinos.

De acuerdo con nuestros resultados, no es posible diferenciar con claridad las dos subespecies de *E. onosmifolium* en función de los caracteres de la inflorescencia, aunque por término medio ésta suele ser más larga en *E. onosmifolium* que en la subespecie *spectabile*.

7.5.3. ANÁLISIS DE LOS CARACTERES FOLIARES

El ACP realizado con los caracteres foliares pone de manifiesto que el tamaño de las hojas y, asociado a él, su grado de linearidad y el tamaño relativo del peciolo, y, por otro lado, el grado de asimetría en la longitud del peciolo, son caracteres con importancia diagnóstica para diferenciar *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

De acuerdo con estos caracteres, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se diferencian claramente de *E. onosmifolium* y *E. decaisnei* porque sus hojas son mucho más grandes, menos lineares y la longitud relativa de su peciolo es menor. Además presentan una mayor asimetría en la longitud del peciolo, carácter éste que lo diferencia de ambos táxones, pero especialmente de *E. onosmifolium* (ver figura 7.5.5.). La única duda que puede surgir es debida a la mayor proximidad que tiene la población EORIN (*E. onosmifolium*) con el grupo de poblaciones de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (ver figura 7.4.4.). Según BRAMWELL (1975) existe una alta correlación entre el tamaño de las hojas y las características ecológicas de su hábitat. La población EORIN habita en un entorno especialmente húmedo (ver Capítulo 2, apartado 2.4.3.), lo que podría explicar el mayor tamaño de sus hojas.

Por el contrario, las diferencias entre *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* no son tan claras, y radican principalmente en el tamaño significativamente mayor que pueden alcanzar las hojas de *E. callithyrsum*. Efectivamente, en esta especie las hojas pueden llegar a ser extraordinariamente grandes, pues se han registrado unos máximos de hasta 316 mm de longitud y 81 mm de ancho.

Comparando los resultados de nuestro trabajo con los de estudios previos (tabla 7.5.2), se constata que los valores medios que hemos obtenido se encuentran en la zona superior del rango de variabilidad descrito en ellos (*E. decaisnei*, BRAMWELL, 1972a; *E. onosmifolium*, WEBB & BERTHELOT, 1844)

Tabla 7.5.2. Medidas previas de la hoja y del tamaño de los individuos en *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS). El número entre paréntesis indica la fuente bibliográfica de los datos, según el siguiente criterio: (1)= BRAMWELL, 1972a; (2)= KUNKEL, 1976; (3)= WEBB, 1844; (4)= WEBB (1867).

Variables		ED	EC	EO	EOS
Hoja	<i>Longitud</i>	8- 15 cm (1)	10 a 15 (hasta 20) cm (1)	4,5- 10 (13) cm (1)	10 cm (2)
			5- 7 cm (4)	hasta 1 cm (1)	4 cm(2)
	<i>Anchura</i>	1,5 - 2,5 cm (1)	2- 3 cm (1)	sin datos previos	sin datos previos
			0,6- 1,1 cm (4)	sin datos previos	sin datos previos
Individuo	<i>Altura</i>	50- 200 m (1)	30-100 cm (1)	hasta 100 cm (1)	hasta 100 cm (2)
			120 -150 cm (4)	sin datos previos	sin datos previos



Figura 7.5.5. Morfología de las hojas. a: *E. decaisnei*; b: *E. callithyrsum*; c: *E. onosmifolium*; d: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las imágenes guardan entre sí una relación proporcional a la de su tamaño real.

o por encima de él (*E. callithyrsum*, WEBB, 1867, BRAMWELL, 1972a; *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, KUNKEL, 1976). Este resultado es lógico puesto que nosotros sólo muestreamos las hojas de mayor tamaño. A pesar de ello, en todos los casos salvo *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, los autores detallan unos rangos de variabilidad cuyo extremo superior está muy por debajo de los máximos encontrados en nuestro trabajo. Esto es especialmente notorio en el caso de *E. callithyrsum*.

Altamente correlacionado con el tamaño de la hoja se encuentra su grado de linealidad. Se trata de una correlación negativa, lo que indica que las hojas son más lineares cuanto más pequeñas. Efectivamente, en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* las hojas son unas nueve veces más largas que anchas, mientras que este coeficiente desciende hasta seis en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y hasta 5 en *E. callithyrsum*. Estos resultados se ajustan bastante bien a las descripciones cualitativas de la forma de las hojas que pueden encontrarse en los trabajos previos sobre estos táxones (WEBB, 1844 y 1867; WEBB & BERTHELOT, 1844; BRAMWELL, 1972a; KUNKEL, 1976; tabla 7.5.2).

Asimismo, aunque con un nivel de correlación menor, al aumentar el tamaño de la hoja disminuye la longitud relativa del peciolo. Efectivamente, la longitud relativa del peciolo supera el 20% de la longitud total de la hoja en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*, mientras que se sitúa entorno al 13% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. callithyrsum*. A pesar de estas diferencias, la longitud relativa del peciolo es un carácter que ha pasado desapercibido en las descripciones previas de estas especies.

Con respecto al factor 2, la variable que tiene una contribución claramente mayor es la el grado de asimetría en las medidas de la longitud del peciolo (*P1vsP2*). Se trata de un carácter variable entre táxones, según cual se pueden dividir en dos grupos: el formado por *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*, cuyo grado

de asimetría es significativamente menor que el formado por *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

La proyección de los casos sobre el factor 2 sigue un gradiente decreciente con respecto a esta variable. En él, no es posible diferenciar las poblaciones de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, ni entre sí, ni de las de los otros dos táxones. Sin embargo, en este gradiente sí resulta posible distinguir las poblaciones de *E. decaisnei* de las de *E. onosmifolium*. Este resultado puede parecer extraño puesto que ambas especies no muestran diferencias significativas entre sí con respecto a esta variable, mientras que sí mantienen tales diferencias con *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. callithyrsum* (pero ver a continuación).

Aunque menor, la longitud relativa del peciolo (*Lrpec*) y la longitud de la hoja (*LH*) tienen también un cierto peso sobre este factor. Las diferencias que mantienen *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* tanto con respecto a estas variables como con el grado de asimetría en la longitud de los peciolos, no son significativas pero sí del mismo signo. Por el contrario, las diferencias que mantienen ambas especies con respecto a *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* son significativas pero, como hemos explicado, tienen signo diferente según la variable que se considere. La suma de pequeñas diferencias de un mismo signo frente a la de diferencias mayores pero de signo contrario podría explicar el resultado aparentemente contradictorio de la disposición de las poblaciones sobre este eje. Por lo tanto, se puede considerar que la diferenciación de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* a lo largo del factor 2 se debe a una combinación de estos tres caracteres. Además, aunque las diferencias no sean significativas, por término medio el grado de asimetría del peciolo de *E. decaisnei* es más del doble que el de *E. onosmifolium*.

En resumen, sobre el valor diagnóstico de los caracteres foliares se pueden destacar los siguientes aspectos:

- *E. decaisnei* se diferencia claramente de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* por el menor tamaño de sus hojas, su mayor grado de linearidad y su mayor longitud relativa del peciolo.
- *E. decaisnei* se diferencia de *E. onosmifolium* en función del siguiente conjunto de caracteres: su mayor grado de asimetría en el peciolo, la mayor longitud relativa de éste y el tamaño mayor de sus hojas. Se trata no obstante de pequeñas diferencias que sólo tienen carácter diagnóstico cuando se consideran simultáneamente.
- *E. callithyrsum* se diferencia de *E. onosmifolium* por el mayor tamaño de sus hojas, su menor grado de linearidad, su menor longitud relativa del peciolo y el mayor grado de asimetría de éste.
- *E. callithyrsum* se diferencia fundamentalmente de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* en el mayor tamaño de sus hojas. No obstante ambas especies presentan una clina continua con respecto a este carácter, que hace difícil establecer claras diferencias entre ambos.
- *E. onosmifolium* se diferencia de la subespecie *spectabile* por el menor tamaño de sus hojas, su mayor grado de linearidad, y porque su peciolo posee una mayor longitud relativa y un menor grado de asimetría.

7.5.4. ESTUDIO COMPARADO DEL TAMAÑO DE LOS INDIVIDUOS

Los resultados reflejan que el tamaño de los individuos es muy variable, incluso dentro de una misma especie. Ello es de esperar por dos motivos: 1. porque el muestreo se ha realizado con independencia de la edad de los individuos; y 2. porque este carácter depende en gran medida de las condiciones

ambientales en las que se desarrollen las plantas. Por el contrario su forma es bastante estable y muy similar entre ellos, bastante redondeada y ligeramente más alta que ancha.

Comparando las distintas especies entre sí, se constata que *E. callithyrsum* es la que presenta los individuos de mayor tamaño. De hecho, se pueden encontrar ejemplares de dimensiones prácticamente arbóreas. Por ejemplo, se han encontrado individuos de más de 3,5 m de altura y de hasta 5,5 m de diámetro. Observando la tabla 7.5.2., se comprueba que en los estudios precedentes se había infravalorado el tamaño de esta especie (por ejemplo, WEBB -1867- calcula para esta especie una altura entre 1,2 y 1,5 m, mientras que BRAMWELL -1972- la sitúa entre 0,3 y 1,0 m).

E. decaisnei presenta un tamaño intermedio entre *E. callithyrsum* y el de las dos subespecies de *E. onosmifolium*. Aunque las estimas previas sobre el tamaño de este táxon (BRAMWELL, 1972a; tabla 7.5.2.), coinciden con los valores medios de nuestros resultados, hemos encontrado ejemplares de una talla mucho mayor (hasta 3 m de altura, cuando los trabajos previos la situaban en torno a 2 m).

Por su parte, las dos subespecies de *E. onosmifolium* presentan una talla muy similar. La subespecie *onosmifolium* posee unos valores medios algo superiores a los de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, pero estas diferencias no son significativas. En ambos casos, los estudios previos infravaloran su tamaño real, pues se estiman su altura máxima en 1 m (BRAMWELL, 1972a; KUNKEL, 1976; tabla 7.5.2), lo que supone un valor por debajo de las medias que hemos encontrado nosotros y, desde luego, de los valores máximos (hasta 2,9 m de altura en el caso de *E. onosmifolium* y hasta 1,7 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*).

7.5.5. ESTUDIO MORFOLÓGICO COMPARADO DE LA FLOR Y LA HOJA ENTRE INDIVIDUOS HERMAFRODITAS Y FEMENINOS

A continuación pasamos a enumerar aquéllos caracteres, reproductivos y vegetativos, en los que se observaron diferencias significativas entre individuos hermafroditas y femeninos (figura 7.5.1.).

Caracteres reproductivos de la flor

Cáliz

En *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* el tamaño del cáliz es significativamente mayor en las flores hermafroditas que en las pistiladas. En el caso de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* no se han encontrado diferencias significativas entre ambos tipos de flores.

Corola

En los cuatro táxones la longitud del tubo de la corola es significativamente mayor en las flores hermafroditas que en las pistiladas. Asimismo, en todos ellos la longitud de los lóbulos es mayor en las flores hermafroditas, siendo estas diferencias significativas en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*, pero no en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Con respecto al grado de tubularidad de la corola, en todos los táxones excepto *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, las flores pistiladas son menos tubulares

que las hermafroditas. Sin embargo, estas diferencias sólo son significativas en el caso de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*.

Finalmente, en los cuatro táxones la longitud relativa de cáliz y corola en las flores pistiladas es significativamente menor que la de las flores hermafroditas.

Androceo

En los cuatro táxones, la flor hermafrodita se diferencia significativamente de la femenina por la mayor altura del punto de inserción de los estambres, como en la longitud de los filamentos estaminales. Si el punto de inserción de los estambres es el factor que determina el acceso al néctar (ver más arriba), entonces éste debería ser más accesible en las flores femeninas.

Como vimos en el Capítulo 4 (apartado 4.4.2.), el volumen de néctar que producen las flores femeninas es significativamente menor que la de las flores hermafroditas. En la discusión de estos resultados (mismo capítulo, apartado 4.5.3.2.) señalábamos que a pesar de ello, según CORBET (1978a), el menor tamaño de las flores pistiladas hacía que la accesibilidad al néctar fuese similar en ambos tipos de flores. Los resultados relativos al punto de inserción más bajo que presentan los estambres en las flores pistiladas refuerzan esta hipótesis.

Gineceo

En los cuatro táxones, la longitud total del gineceo es significativamente mayor en las flores hermafroditas que en las pistiladas. Por el contrario la proporción que guarda la longitud del estigma con respecto a la longitud total del gineceo es mayor en las flores femeninas que en las hermafroditas. Estas dife-

rencias son significativas en todos los táxones excepto *E. onosmifolium* ssp. *specabile*.

Vistos en su conjunto, estos resultados ponen de manifiesto el tamaño claramente mayor que tienen las flores hermafroditas frente a las pistiladas. Las diferencias entre ambos tipos de flores son especialmente evidentes en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*, mientras que en *E. callithyrsum* y, especialmente, en *E. onosmifolium* ssp. *specabile* son algo menores.

Una de las diferencias más comunes y llamativas entre las flores hermafroditas y femeninas es la relativa a su tamaño. En las especies ginodióicas y ginomonóicas, las flores femeninas generalmente presentan un tamaño menor que las hermafroditas, aunque en el caso de los táxones dióicos son muchos los ejemplos en los que sucede lo contrario (p.e. DARWIN, 1877; BAKER, 1948; BAWA, 1980; LLOYD & WEBB, 1977; GARCÍA MONTOYA & MUÑOZ ÁLVAREZ, 1988; DELPH, 1996; MILLER & VENABLE, 2003). Las diferencias en el tamaño de la corola en especies ginodióicas y ginomonóicas es un fenómeno ampliamente extendido en algunas familias (p.e. Labiatae), aunque es una característica muy rara entre las Monocotiledóneas y en algunas familias de Dicotiledóneas (p.e. Leguminosae). Es especialmente común en especies entomófilas, y más frecuente en especies protándricas que protogínicas (BAKER, 1948). En el estudio realizado por GARCÍA MONTOYA & MUÑOZ ÁLVAREZ (1988) sobre *Teucrium fruticans* los autores encontraron que la corola y el estilo están claramente más desarrollados en las flores hermafroditas que en las pistiladas, mientras que el estigma está igualmente desarrollado en ambas y el cáliz es más corto en las flores pistiladas que en las hermafroditas, pero esta diferencia de tamaño es menor que en el caso de la corola y el estilo. Resulta interesante que estos resultados coinciden punto por punto con los de nuestro estudio.

Generalmente se ofrecen dos tipos de explicaciones para este fenómeno (MILLER & VENABLE, 2003): que a partir de un ancestro común se halla producido una disminución en el tamaño de las flores femeninas y/o un incremento en el de las flores hermafroditas. De cualquier manera, el desarrollo de flores de menor tamaño se suele interpretar como un ahorro de energía que la planta puede invertir en otras funciones, reproductivas o vegetativas. Sin embargo, en el caso de los táxones que nos ocupan hemos comprobado que los individuos femeninos no poseen ni un tamaño, ni una oferta floral, ni un éxito reproductivo mayores que los individuos hermafroditas (Capítulo 6, apartados 6.5.1.4. y 6.5.2.7.).

Por su parte, el mayor gasto que realizan los individuos hermafroditas para desarrollar flores más grandes puede justificarse si con ello consiguen una mejora de su función masculina (DELPH, 1996). Teniendo en cuenta lo expuesto en los capítulos precedentes (ver Capítulo 5, apartado 5.1.), consideramos que esta última hipótesis podría tener un peso fundamental en el caso de los táxones que nos ocupan. Más aún si consideramos que además de por tener un mayor tamaño, las flores hermafroditas pueden resultar más atractivas que las pistiladas porque también producen una cantidad de néctar significativamente mayor y, por supuesto, también de polen (ver Capítulo 4, apartado 4.5.3.2.).

Además de estas dos posibilidades DARWIN (1877) señaló una tercera, no adaptativa: que este carácter no fuera consecuencia de la selección natural, sino debido a una tendencia hacia la aborción derivada desde los estambres hacia los pétalos. Estas sospechas fueron confirmadas posteriormente con el descubrimiento de que para el normal desarrollo de los pétalos es necesario la presencia de ácido giberélico, sustancia que es producida por las anteras postmeióticas (ver referencias LLOYD & WEBB, 1997).

Caracteres reproductivos de la inflorescencia

En relación con el tamaño de las inflorescencias sólo se han encontrado diferencias significativas en *E. callithyrsum*. En esta especie el tamaño de las inflorescencias de los individuos hermafroditas es mayor que el de los femeninos. Aunque este tipo de diferencias pueden estar asociadas a una mejora de la capacidad de dispersión del polen o de las semillas (ver LLOYD & WEBB, 1977), el tamaño de las inflorescencias es un carácter íntimamente ligado al tamaño de las flores y al número de flores que posea, y que por lo tanto debe evaluarse en relación con dichos caracteres. En el caso de *E. callithyrsum* no se han observado diferencias significativas con respecto al número de flores, pero sí al tamaño de éstas. Ello podría explicar porqué en esta especie el diámetro de las inflorescencias de los individuos hermafroditas es significativamente mayor que el de los femeninos.

Con respecto a las restantes variables, las únicas diferencias significativas corresponden a la mayor densidad de cincinos por inflorescencia observada en los individuos femeninos frente a los hermafroditas en *E. onosmifolium*.

Caracteres foliares

Sólo se han observado diferencias significativas en las hojas de los individuos femeninos y hermafroditas en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. La diferencia principal entre ambos es que en los primeros las hojas son más anchas y, por lo tanto, menos lineares, y la longitud del peciolo es menor.

Diferencias en el tamaño de los individuos

Tanto en *E. decaisnei* y *E. callithyrsum* los individuos hermafroditas presentan una altura y un diámetro medio significativamente mayores que los femeninos.

7.6. CONCLUSIONES

* El estudio morfológico de los caracteres de la flor, inflorescencia y hoja confirma la existencia de un conjunto de diferencias por las cuales es posible distinguir entre sí a *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las diferencias entre *E. decaisnei* y cualquiera de los táxones de *Virescentia* son evidentes con respecto a prácticamente todos los caracteres reproductivos examinados. En función de dichos caracteres dentro del grupo de *Virescentia* se observa la existencia de una serie de clinas de variación entre *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, que en conjunto permiten distinguir a los tres táxones entre sí.

Con respecto a los caracteres foliares, basándose en ellos no es posible definir un grupo formado por las poblaciones de *E. decaisnei* y otro por los táxones del grupo de *Virescentia*, como sucede en el caso de los caracteres reproductivos. No obstante, los cuatro táxones también pueden ser diferenciados entre sí en función de ellos.

* En conjunto, estos son los principales caracteres diagnósticos encontrados entre *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

1. Caracteres diagnósticos que distinguen a *E. decaisnei* de los tres táxones de *Virescentia*:

En la flor

- mayor tamaño floral
- mayor regularidad del tamaño de los sépalos 1, 2, 4 y 5
- la longitud del tubo de la corola decrece significativamente desde el pétalo 3 hacia los pétalos 1 y 5, mientras que en el grupo de *Virescentia* se observa el patrón inverso. Estas diferencias se traducen en que en la flor de *E. decaisnei* el lado adaxial del tubo de la corola está más prolongado que el abaxial, mientras que en la de *Virescentia* la prolongación por ambos lados es similar
- mayores diferencias en el tamaño de los lóbulos gemelos, laterales e impar
- menor grado de tubularidad de la corola
- menor longitud relativa corola/cáliz
- mayores diferencias en la altura del punto de inserción de los pares de estambres 1-4, 2-3 y el estambre 5

En la inflorescencia

- menor longitud
- menor grado de alargamiento
- menor número de flores
- cincinos sencillos frente a los cincinos dobles del grupo de *Virescentia*

- ausencia de ramificaciones basales frente a su presencia habitual en los táxones de *Virescentia*

2. Caracteres diagnósticos que distinguen a *E. decaisnei* de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* con respecto a la morfología foliar:

- menor tamaño
- mayor grado de linealidad
- mayor longitud relativa del peciolo

3. Caracteres diagnósticos que distinguen a *E. decaisnei* de *E. onosmifolium* con respecto a la morfología foliar:

- mayor grado de asimetría en el peciolo
- mayor longitud relativa del peciolo
- mayor tamaño de las hojas

Se trata sin embargo de pequeñas diferencias que sólo tienen carácter diagnóstico cuando se consideran simultáneamente.

4. Caracteres diagnósticos que distinguen a *E. callithyrsum* de *E. onosmifolium*:

En la flor

- mayor tamaño de la corola, estambres y gineceo

- menor grado de tubularidad de la corola
- mayor longitud relativa corola/ cáliz
- mayor longitud relativa de las ramas estigmáticas con respecto a la longitud total del gineceo

En la inflorescencia

- mayor tamaño tamaño
- mayor número de flores
- menor densidad de cincinos

En la hoja

- mayor tamaño
- menor grado de linearidad
- menor longitud relativa del peciolo
- mayor grado de asimetría del peciolo

5. Caracteres diagnósticos que distinguen a *E. callithyrsum* de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*:

En la flor

- mayor tamaño floral
- menor grado de tubularidad de la corola

En la inflorescencia

- mayor tamaño
- mayor número de flores
- menor densidad de cincinos

En la hoja

- mayor tamaño de sus hojas. No obstante ambas especies presentan una clina continua con respecto a este carácter, que hace difícil establecer claras diferencias entre ambos.

6. Caracteres diagnósticos que distinguen a *E. onosmifolium* de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*:

En la flor

- mayor longitud del cáliz
- mayor grado de tubularidad de la corola
- menor longitud relativa corola/ cáliz

En la inflorescencia

De acuerdo con nuestros resultados, no es posible diferenciar con claridad las dos subespecies de *E. onosmifolium* en función de los caracteres de la inflorescencia.

En la hoja

- menor tamaño
- mayor grado de linearidad
- mayor longitud relativa del peciolo
- menor grado de asimetría del peciolo

* Se subraya la importancia de realizar descripciones cuantitativas de todos los caracteres morfológicos porque son más precisas, menos subjetivas, y porque permiten establecer comparaciones con los resultados de otros estudios. A lo largo del presente trabajo se han propuesto una serie de variables cuantitativas para medir los caracteres morfológicos con valor diagnóstico. Algunas de ellas son variables sintéticas que, por su elevado grado de correlación con otras variables, simplifican la realización de biometrías. En otros casos se trata de índices desarrollados para cuantificar caracteres que hasta ahora sólo se habían valorado de manera cualitativa. Además, nuestro trabajo aporta una serie de precisiones y, en algunos casos, también de correcciones, sobre las descripciones previas de los caracteres morfológicos considerados. A modo de resumen final, en la tabla 7.6.1. se ofrece un listado de las variables que según el presente estudio tienen valor diagnóstico para diferenciar a *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, ofreciendo para cada uno de ellos su valor medio y su rango máximo de variabilidad.

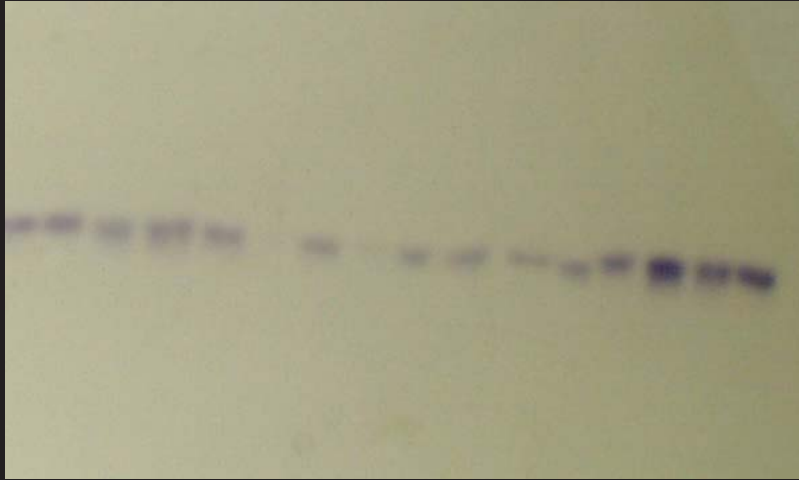
* Con respecto a las diferencias morfológicas entre individuos hermafroditas y femeninos, las más relevantes se refieren al tamaño de la flor. En los cuatro táxones el tamaño de las flores hermafroditas es significativamente mayor que el de las femeninas. Las diferencias entre ambos tipos de flores son espe-

cialmente evidentes en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*, mientras que en *E. callithyrsum* y, especialmente, en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* son algo menores. Únicamente el tamaño de las ramas estigmáticas conserva un valor similar entre ambos tipos de flores en todos los táxones.

En relación con el tamaño de las inflorescencias sólo se han encontrado diferencias significativas en *E. callithyrsum*. En esta especie el tamaño de las inflorescencias de los individuos hermafroditas es mayor que el de los femeninos. Con respecto a la densidad de cincinos sólo se han observado diferencias significativas en *E. onosmifolium*, en el que esta variable es mayor en el caso de los individuos femeninos.

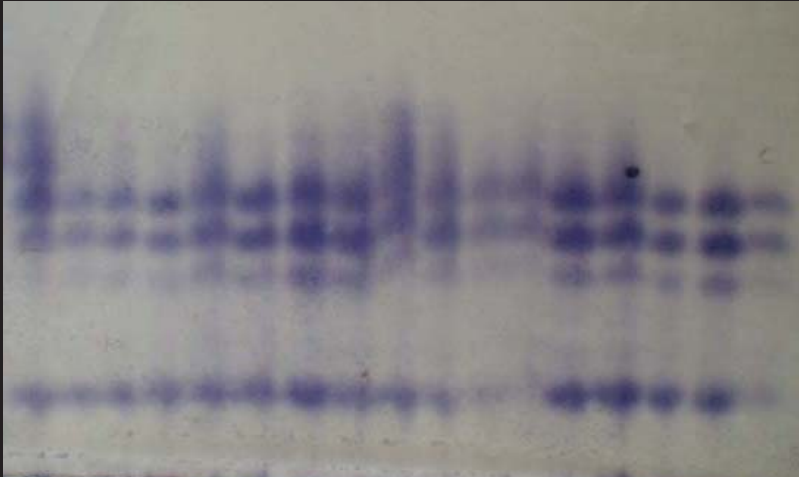
Tabla 7.6.1. Resumen de los caracteres morfológicos con valor diagnóstico para diferenciar *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC), *E. onosmifolium* (EO) y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOS) así como de los valores medios y los rangos de variación que presentan en cada una de ellas. En el caso de las variables de la flor los datos corresponden a la flor hermafrodita. En el caso de las variables de la inflorescencia y las hojas se han analizado conjuntamente los individuos hermafroditas y femeninos. En la columna de "caracteres/ variables" se indica fuera del paréntesis el nombre de dicho carácter y dentro del paréntesis la variable más adecuada para medirlo. El nombre de estas variables puede consultarse en el texto o en la tabla 7.3.1. Con respecto a los datos de cada taxon, el valor que se encuentra fuera del paréntesis corresponde a la media, y los datos de su interior a los valores mínimo y máximo de cada taxon.

Caracteres/ Variables		Táxones				Unidades
		ED	EC	EO	EOS	
Flor	Longitud del cáliz ($L_{\text{cáliz}}$)	8 [4 - 12]	4 [1 - 8]	5 [3 - 7]	3 [2 - 5]	mm
	Diferencias en el tamaño entre los pares de sépalos 1-5 ($L_{\text{cáliz}}$) y 2-4 ($L_{\text{cáliz}}$)	no significativa	significativa	significativa	significativa	—
	Tamaño de los pétalos gemelos en el tubo de la corola (L_{tubo})	11 [7 - 14]	9 [6 - 11]	9 [7 - 11]	8 [6 - 10]	mm
	Diferencia en las longitudes de los pétalos 3 y 5, medidos en el tubo de la corola (L_{tubo} - L_{tubo})	0,6 [-0,9 - 2,4]	-0,8 [-6,4 - 0,2]	-0,3 [-1,2 - 0,6]	-0,3 [-1,0 - 0,3]	mm
	Diferencias entre el tamaño de los lóbulos laterales (L_{H}) e impar (L_{I})	significativa	no significativa	no significativa	no significativa	—
	Grado de tubularidad de la corola ($tubo$)	1,5 [1,1 - 1,9]	1,3 [0,9 - 1,9]	0,8 [0,5 - 1,1]	1,0 [0,6 - 1,3]	—
	Longitud relativa de la corola con respecto al cáliz	1,5 [1,0 - 2,0]	2,4 [1,6 - 3,2]	1,9 [1,5 - 2,6]	2,5 [1,7 - 3,7]	—
	Diferencia entre el punto de inserción de los estambres 3 y 5 (L_{I} - L_{I})	3,0 [0,1 - 7,2]	0,9 [-0,4 - 2,7]	0,8 [-0,7 - 2,8]	0,5 [-0,3 - 1,5]	mm
	Longitud de los filamentos estaminales (L_{I})	15 [9 - 18,5]	10,5 [6,5 - 14]	7,5 [3 - 10]	7 [5 - 11]	mm
	Longitud del gineceo (L_{I})	22 [14 - 27]	15 [11 - 19]	14 [10 - 19]	12 [8 - 15]	mm
	Longitud relativa de las ramas estigmáticas con respecto a la longitud total del gineceo ($propgine$)	6 [2 - 21]	6,5 [3 - 21]	5 [2 - 11]	6 [2 - 11]	—
Inflorescencia	Longitud de la inflorescencia (L_{IF})	15 [6 - 32]	31,5 [18 - 68]	20 [6,5 - 51]	16 [11 - 26]	cm
	Grado de alargamiento de las inflorescencias (L_{IF} / D_{IF})	1,4 [0,7 - 2,2]	4,1 [2,2 - 8,5]	4,1 [1,0 - 6,8]	3,6 [2,4 - 5,2]	—
	Número de flores por inflorescencia (FL_{IF})	443 [113 - 1232]	1.220 [321 - 2418]	770 [241 - 1980]	681 [412 - 1027]	—
	Densidad de cincinos (DCC_{IF})	2,3 [1,2 - 4,0]	1,9 [0,3 - 3,2]	2,4 [1,2 - 4,4]	2,5 [1,8 - 3,5]	nº cincinos/ cm
	Tipo de cincino	simple	doble	doble	doble	—
	Presencia de ramificaciones basales en la inflorescencia	no	sí	sí	sí	—
Hoja	Longitud de la hoja (L_{H})	140 [71 - 224]	209 [107 - 316]	101 [45 - 180]	150 [86 - 220]	cm
	Grado de linearidad ($linear$)	9 [5 - 14]	5 [3 - 8]	9 [5 - 16]	6 [3 - 9]	—
	Longitud relativa del peciolo (h_{pec})	24 [8 - 60]	14 [6 - 47]	21 [10 - 46]	14 [76 - 31]	%
	Grado de asimetría del peciolo ($P1_{\text{vs}}P2$)	3 [0 - 22]	4 [0 - 17]	1 [0 - 8]	4 [0 - 15]	mm



Diversidad genética

Capítulo 8



A Ruth Jaén Molina, que ha sufrido conmigo (y aún más que yo!) los efectos secundarios de los dichosos metabolitos intermedios

Por todos estos años

8.1. INTRODUCCIÓN

Los isoenzimas son diferentes formas moleculares de un enzima, que comparten una misma especificidad de sustratos (MARKERT & MÖLLER, 1959). El análisis isoenzimático se realiza mediante técnicas de electroforesis, que consisten en una separación de las proteínas en función de su relación carga/masa, y su posterior tinción específica (KEPHART, 1990). Este sistema ha sido muy ampliamente usado para valorar la diversidad genética de las especies (HAMRICK, 1982; HAMRICK *et al.*, 1979; HAMRICK & GODT, 1989), pero también se han aplicado en estudios sobre sistemática (GOTTLIEB, 1977; CRAWFORD, 1983 y 1989; WINTER, 1990; PEDROLA-MONFORT, J & CAUJAPÉ-CASTELLS, 1996; KIM *et al.*, 1999), conservación (BARRETT & KOHN, 1991; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; CAUJAPÉ-CASTELLS & PEDROLA-MONFORT, 2004) y sistemas de cruzamiento (SCHEMSKE & LANDE, 1985; HAMRICK, 1989; BARRETT & ECKERT, 1990; BARRETT & KOHN, 1991).

A partir de los resultados obtenidos mediante la electroforesis de isoenzimas en diferentes táxones, diversas revisiones (HAMRICK *et al.*, 1979; LOVELESS & HAMRICK, 1984; HAMRICK & GODT, 1989) han puesto de manifiesto la existencia de algunos patrones comunes de variación de la diversidad genética entre las especies. Concretamente, HAMRICK & GODT (1989) definieron ocho caracteres principales (estatus taxonómico, distribución regional, rango geográfico, forma de vida, tipo de reproducción, sistema de reproducción, dispersión de las semillas y estatus sucesional), que en conjunto explican el 17,1% de la variabilidad genética dentro de las especies, hasta el 21,5% de la variabilidad de la diversidad genética dentro de las poblaciones, y hasta el 44,6% de la variabilidad entre poblaciones. No obstante, mucha de la variación genética depende en gran medida de la historia ecológica y evolutiva de las especies (fluctuaciones poblacionales, procesos de especiación, ...) y, por lo tanto, no puede

ser explicada por estos parámetros (HAMRICK, 1982; KARRON, 1987; BARRETT & SHORE, 1989; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000).

De las ocho características anteriormente citadas, una de las más importantes es el sistema de reproducción o cruzamiento. Los sistemas de cruzamiento son uno de los elementos con más peso en la composición y estructura genética de las poblaciones, pues no sólo determinan la frecuencia de los genotipos sino que también afectan a parámetros como el área de vecindad, el flujo génico y la selección (GOTTILIEB, 1977; HAMRICK, 1982 y 1989; BARRETT *et al.*, 1997). Por ejemplo, las especies autóгамas (*sensu lato*) tienen en general una diversidad genética poblacional menor que las alógamas y un mayor grado de estructuración (diferenciación) genética inter-poblacional (HAMRICK & GODT, 1989), lo cual es lógico si se tiene en cuenta que la auto-fecundación suele tener como consecuencia el incremento de los niveles de homocigosis y la disminución del flujo génico entre poblaciones (FALCONER, 1990).

Otro de los caracteres con incidencia sobre los patrones de variabilidad de la diversidad genética es el rango geográfico. En general se considera que las especies raras tienen en general una menor variación genética que sus congéneres ampliamente distribuidos aunque la diferenciación genética entre poblaciones es similar en ambos casos (HAMRICK & GODT, 1989; KARRON, 1987; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000). Pero no siempre es así. De hecho, existen muchos casos en los que las especies raras (con distribución restringida) presentan indicadores de variabilidad genética que superan a los de congéneres más ampliamente distribuidos (PEDROLA-MONFORT & CAUJAPÉ-CASTELLS, 1996 y referencias en él; BATISTA & SOSA, 2002). En este sentido es necesario subrayar que los rangos de variación que se manejan en este tipo de estudios son muy amplios y heterogéneos, dependiendo del linaje de cada organismo (GITZENDANNER & SOLTIS, 2000). Por este motivo, y teniendo en cuenta la elevada proporción de variabilidad genética debida a la historia evolutiva de las especies, se considera que la comparación más adecuada de los nive-

les de diversidad genética de las especies raras no es con otras especies raras sino con congéneres ampliamente distribuidos (KARRON, 1987; GITZENDANNER & SOLTIS, 2000).

Con respecto a los ecosistemas insulares, de los resultados obtenidos mediante la electroforesis de isoenzimas para especies endémicas de los archipiélagos oceánicos (HAMRICK & GODT, 1989 y 1996; DEJOOODE & WENDEL, 1992; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; CRAWFORD *et al.*, 2001), son destacables dos aspectos generales: 1. sus menores niveles de diversidad genética con respecto a las floras continentales; y 2. la mayoría de los grupos de endemismos canarios se distribuyen siguiendo un mosaico de variación ecogeográfica, en los que una considerable proporción de la diversidad reside entre poblaciones.

Los bajos niveles de diversidad han sido atribuidos a varios factores, como la existencia de cuellos de botella (inevitablemente asociados a la fundación de nuevas poblaciones en las islas), o el hecho de que en muchos casos estas especies se estructuran en pequeñas poblaciones, en las que los efectos derivados de la endogamia y/o la deriva genética son más marcados, pudiendo producir un empobrecimiento genético de las poblaciones (BARRETT & KOHN, 1991; DEJOOODE & WENDEL, 1992; ELLSTRAND & ELLAM, 1993). En este sentido, es preciso señalar que los niveles de diversidad genética de las Islas Canarias son muy superiores a los encontrados en otros archipiélagos oceánicos (PEDROLA-MONFORT & CAUJAPÉ-CASTELLS, 1994; KIM *et al.*, 1999; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; BATISTA & SOSA, 2002; VILCHES *et al.*, 2002; FERNÁNDEZ-PALACIOS *et al.*, 2004; OLIVA TEJERA *et al.*, 2004; SÁNCHEZ *et al.*, 2004). Ello podría deberse a dos motivos (FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; CARINE *et al.*, 2004): 1. el hecho de que las Canarias, por su antigüedad, hayan constituido un área refugio de diversos linajes antiguos que se extinguieron (o vieron muy mermada su distribución) en el continente, debido a las glaciaciones de Europa y la desertificación post-mio-

cénica del Norte de África; y 2. que como consecuencia de su mayor proximidad al continente que la mayoría de los archipiélagos oceánicos se hayan producido múltiples introducciones, haciendo que los cuellos de botella asociados a los efectos fundador pudieran verse atenuados.

No obstante, estas dos hipótesis no bastan para explicar la elevada diversidad genética de muchos endemismos (p.e. en muchos casos las filogenias moleculares demuestran que se trata de linajes altamente derivados, y/o que proceden de una única introducción —como por ejemplo es el caso de *Echium*—BÖHLE *et al.*, 1996–; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000). Otra explicación para los elevados niveles de diversidad observados en las Islas Canarias podría ser la importante incidencia que en este archipiélago, a diferencia de los del Pacífico, tienen los fenómenos de hibridación interespecífica (CRAWFORD *et al.*, 2001).

La manera en que se estructura la diversidad genética en las especies es un carácter de gran importancia para su conservación a largo plazo, y el número de poblaciones a conservar de un determinado taxon está directamente relacionado con la proporción de diversidad genética que reside entre poblaciones (HAMRICK *et al.*, 1991; HAMRICK & GODT, 1996; SOSA *et al.*, 2002). La distribución de la variación genética entre poblaciones es el resultado de las interacciones entre diversos factores biológicos y estocásticos, que condicionan la evolución de los linajes (SLATKIN, 1985 y 1987; HAMRICK, 1989). Así, mientras que la selección y la deriva génica son fuerzas que en general tienden a producir un incremento en la diferenciación de las poblaciones, el flujo génico entre poblaciones (polen/ semillas) tiende a reducir sus diferencias (SLATKIN 1985, 1987). Los elevados niveles de variabilidad genética interpoblacional detectados en los endemismos canarios indican que, a pesar de que en muchos casos son predominantemente autóctonos, los niveles de flujo génico entre poblaciones son escasos, y que si se quiere preservar una buena proporción de

su variación genética es necesario conservar un elevado porcentaje de sus poblaciones naturales (FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000).

Uno de los principales problemas de conservación de los endemismos insulares radica en el pequeño tamaño que tienen con frecuencia sus poblaciones. Entre otras cosas, esto las hace especialmente proclives a sufrir deriva génica y depresión por endogamia, lo que a su vez conlleva una pérdida en los niveles de riqueza genética, de heterocigosidad y, por lo tanto, de diversidad genética, así como una mayor diferenciación de sus poblaciones (BARRETT & KOHN, 1991; ELLSTRAND & ELLAM, 1993; CHARLESWORTH & CHARLESWORTH, 1995; FRANKHAM, 1998). Este empobrecimiento genético puede a su vez reducir la capacidad competitiva de los endemismos frente a las especies invasoras o su resistencia a los cambios ambientales, aumentando así la probabilidad de extinción de las pequeñas poblaciones (BARRETT & KOHN, 1991; ELLSTRAND & ELLAM, 1993). En las últimas décadas, este problema se ha visto agravado como consecuencia de la actividad humana (urbanización, agricultura, pastoreo e introducción de especies alóctonas), que ha sometido a una buena parte de los endemismos canarios a intensos procesos de fragmentación, reducción y declinación de sus poblaciones naturales (BAÑARES *et al.*, 2004).

Otra de las consecuencias negativas de la actividad humana sobre la flora endémica de este archipiélago ha sido el impulso que involuntariamente ha dado al flujo génico mediante la eliminación de muchas de las barreras geográficas y/o ecológicas (p.e. mediante la siembra como plantas ornamentales de varias especies en islas en las que naturalmente no se encuentran distribuidas). Este hecho puede provocar una disminución del potencial evolutivo debido a fenómenos de depresión por endogamia/ alogamia y/o la reducción de la variación local (homogeneización de las frecuencias alélicas y/o reducción de la diversidad interpoblacional), lo que en algunos casos puede a su vez desembo-

car en la extinción de las especies (ver referencias en FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000).

El género *Echium* cuenta con muy pocos antecedentes de estudios moleculares poblacionales con aloenzimas. Entre otros factores, este hecho se debe a que sintetiza una gran cantidad de metabolitos secundarios que dificultan la extracción de proteínas y la realización con éxito de este tipo de técnicas (BATISTA & SOSA, 1998). Hasta donde tenemos conocimiento, sólo se han llevado a cabo estudios basados en la electroforésis de isoenzimas en *E. plantagineum* (BROWN & BURDON, 1983; BURDON *et al.*, 1983 y 1988), y dentro del grupo macaronésico en *E. acanthocarpum* (BATISTA & SOSA, 1998).

8.2. OBJETIVOS

El objetivo principal de este capítulo es realizar una descripción de la variación genética de las poblaciones naturales de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium*, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. acanthocarpum*, con el fin de:

1. Determinar la diversidad genética de sus poblaciones y conocer el grado de diferenciación genética existente entre las mismas
2. Profundizar en el conocimiento de sus sistemas de cruzamiento
3. Intentar aclarar sus afinidades genéticas (especialmente en el caso de las dos subespecies de *E. onosmifolium*)
4. Contribuir a elaborar una estrategia de conservación para las especies amenazadas

8.3. MATERIAL Y MÉTODOS

Material vegetal

El estudio se ha realizado en cinco táxones: los cuatro que son objeto principal del presente estudio (*E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*) y *E. acanthocarpum* (ver Capítulo 1).

Muestreo

Se recogieron un total de 1.154 muestras, correspondientes a 43 poblaciones, que en conjunto representan el área de distribución de los cinco táxones seleccionados. En total se muestrearon dieciséis poblaciones naturales y una cultivada de *E. decaisnei*, nueve poblaciones naturales de *E. callithyrsum*, siete poblaciones naturales y dos cultivadas de *E. onosmifolium*, tres poblaciones naturales y una cultivada de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y cuatro poblaciones, dos naturales y dos cultivadas, de *E. acanthocarpum* (tabla 8.3.1.). A excepción de las poblaciones cultivadas de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. acanthocarpum*, todas las demás se consideran independientes.

Cada muestreo fue precedido de un examen visual para obtener una idea del tamaño y área de ocupación de cada población. En las poblaciones homogéneas, el muestreo se realizó mediante un transecto en el que, entre los puntos extremos del área de ocupación, se recogieron muestras a intervalos de distancia similares. En las poblaciones heterogéneas se realizó previamente una sectorización, y en cada una de las regiones definidas se procedió de igual manera. Se muestrearon una media de 25 a 30 individuos por población aunque, atendiendo a las características particulares que presentaban determinados táxones y/o poblaciones, los muestreos fueron mayores en algunos casos.

De cada individuo se recogió una muestra compuesta por cuatro o cinco primordios foliares (figura 8.3.1.). Se eligieron primordios porque, tras realizar diferentes pruebas, se comprobó que muestran una mayor actividad enzimática que las hojas completamente desarrolladas. Por ello, los muestreos se realizaron entre octubre y enero, coincidiendo con el período de crecimiento vegetativo de las plantas (ver Capítulo 4, apartado 4.4.5.). Tras su recolección, estas muestras se guardaron en bolsas de plástico de cierre hermético que, tras ser identificadas, se transportaron en una nevera de campo hasta los laboratorios del Jardín Botánico *Viera y Clavijo*. Una vez allí, se depositaron en ultracongeladores a -80°C hasta el momento de su utilización para preparar los extractos protéicos.

Los extractos protéicos se obtuvieron machacando las hojas en morteros de porcelana. Se empleó nitrógeno líquido para acelerar el proceso y evitar, en la medida de lo posible, la presencia de sustancias que podrían interferir con el buen desarrollo de la técnica electroforética. Asimismo, se utilizó un tampón de extracción (SHIELDS *et al.*, 1983) adecuado para preservar la actividad enzimática y prevenir la oxidación de las enzimas. Los extractos se absorbieron en papel Whatman nº3 de 4x6 mm y se almacenaron en el ultracongelador a -80°C hasta el momento de la electroforésis.

La electroforesis se realizó en gel horizontal de almidón al 12% p/v. Se ensayaron 25 sistemas enzimáticos sobre 11 sistemas tampón gel/ electrodo (SHIELDS *et al.*, 1983), pudiendo resolver 11 de ellos en cuatro sistemas gel/ electrodo (tablas 8.3.2 a 8.3.4.). El material para estas pruebas procedió siempre de poblaciones cultivadas en el Jardín Botánico *Viera y Clavijo*. Presumiblemente como consecuencia de las interferencias ocasionadas por los metabolitos intermedios (ver BATISTA & SOSA, 1998), no se pudieron conseguir resultados adecuados en seis de los sistemas enzimáticos resueltos con el material procedente de las poblaciones naturales. Por este motivo, finalmente los estudios de diversidad enzimática en poblaciones naturales sólo se llevaron a cabo en cinco sistemas enzimáticos, resueltos en tres sistemas tampón gel/ electrodo: 1.

Morfolina- citrato, pH 6,5 (CLAYTON & TRETIAK, 1972), donde se resolvió el locus *Fosfatasa ácida* (ACP, 3.1.3.2); 2. Borato de litio 8,3 (SELANDER *et al.*, 1971), donde se ensayaron *Glutamato-oxaloacetato-transaminasa* (GOT, 2.6.1.1), *Enzima málico* (ME, 1.1.1.40), *Fosfoglucoisomerasa* (PGI, 5.3.1.9); y 3. Histidina citrato 5,7 (STUBER *et al.*, 1977) sobre el que se hicieron las pruebas de la *Fosfoglucomutasa* (PGM, 5.4.2.2). Para cada enzima, las denominaciones de los loci y los alelos siguieron las secuencias alfabética y numérica, respectivamente.

Las movilidades enzimáticas intra-poblacionales, interpoblacionales e inter-específicas fueron determinadas a través de la comparación de las variantes alélicas en el mismo gel. La metodología usada para la preparación de las muestras, de los geles y de los tampones gel/electrodo, se describe detalladamente en CAUJAPÉ- CASTELLS *et al.* 2001 (en prensa).

Análisis de datos

Los descriptores elementales de variabilidad isoenzimática poblacional (n° medio de alelos por locus $-A-$, porcentaje de loci polimórficos $-P-$, desviaciones del equilibrio Hardy-Weinberg, entre la heterocigosidad observada $-Ho-$ y heterocigosidad esperada $-He-$), fueron calculados en el programa BIOSYS-1 versión 1.7 (SWOFFORD & SELANDER, 1989). Todos los cálculos fueron hechos a nivel de especie y de población a partir de los datos genotípicos correspondientes a cada locus. El número efectivo de alelos (A_e), las estimaciones del flujo genético entre poblaciones y el test de neutralidad de Ewens-Watterson fueron calculados en Popgene (Version 1.32. 1997).

estadísticos descriptivos de estructura genética poblacional más informativos y ampliamente utilizados son los estadísticos F de Wright (1951) y los estadísticos de diversidad genética de Nei (1973). A un nivel elemental, los estadísticos F cuantifican las desviaciones de las frecuencias genotípicas respecto de



Figura 8.3.2. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Primordios foliares.

Tabla 8.3.1. Poblaciones muestreadas para los estudios de diversidad isoenzimática.

NOMBRE DE LA POBLACIÓN	POB. NATURALES	POB. CULTIVADAS	NOMBRE DE LA POBLACIÓN	POB. NATURALES	POB. CULTIVADAS
<i>E. decaisnei</i>			<i>E. onosmifolium</i>		
Amagro, mña. de,	EDA	,	Inagua	EOI	EOI _j
La Sorrueda, presa de	EDSO	,	Ayacata	EOOA	,
Mogán, bco. de,	EDM	,	Ayacata- Pajonales	EOOAP	,
Agaete	EDAG	,	Cruz Grande, degollada de,	EOOCG	,
Agüimes	EDAGÜ	,	Chira	EOOCH	,
Ayacata	EDAY	,	Taidía	EOOTA	EOL _j
Azuaje, bco. de,	EDAZ	,	El Rincón	EOORIN	,
Caldera de Bandama	EDB	,	San Bartolomé de Tirajana	EOOTI	,
Cercados de Araña	EDCA	,			
El Cedro, mña. de,	EDC	,	<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>		
Hoya Pineda	EDHP	,	El Cedro, mña. de,	EOSC	EOSC _j
Los Peñones del Amo	EDPA	,	Guguy	EOSGG	,
Los Vicentillos, bco. de,	EDV	,	El Portezuelo, bco. de,	EOSP	,
Pico Bandama	EDPB	,			
Tasartico, bco. de	EDT	,	<i>E. acanthocarpum</i>		
Temisas-I	EDTE	,	Roque Agando	EACA	EAAV
Temisas-II	EDTEM	,	Los Rasos	EAR	EAA
<i>E. callithyrsum</i>					
Antona, bco. de,	ECUANT	,			
Ariñez	ECUARI	,			
El Hornillo- Fagagesto	ECH	,			
La Lechucilla	ECLE	,			
Lagunetas	ECL	,			
Los Mocanes, bco. de,	ECMO	,			
Tenteniguada	ECT	,			
Utiaca	ECUU	,			
Valsendero	ECVAL	,			

Tabla 8.3.2. Sistemas enzimáticos ensayados pero no resueltos. Sistemas enzimáticos y sistemas tampón gel/electrodo ensayados: BL 8.3: borato de litio, pH 8.3; H 7.0: histidina, pH 7.0; HC 5.7: histidina-citrato, pH 5.7; HC 6.5: histidina-citrato, pH 6.5; HC 7.0: histidina-citrato, pH 7.0; MC 6.1: morfolina-citrato, pH 6.1; MC 6.5: morfolina-citrato, pH 6.5; TC 7.0: tris-citrato, pH 7.0; TC 8.0: tris-citrato, pH 8.0; TC 8.2: tris-citrato, pH 8.2; TC-B 9.5: tris-citrato-borato, pH 9.5.

ENZIMAS			SISTEMAS GEL/ ELECTRODO										
NOMBRE	CÓDIGO EC	ABREV.	BL 8.3	H 7.0	HC 5.7	HC 6.5	HC 7.0	MC 6.1	MC 6.5	TC 7.0	TC 8.0	TC 8.2	TC-B 9.5
<i>Aconitasa hidratasa</i>	E. C. 4.2.1.3	ACO	,	X	,	X	,	,	X	X	,	,	,
<i>Alcohol deshidrogenasa</i>	E.C. 1.1.1.1	ADH	X	X	X	,	,	X	X	X	,	X	,
<i>Catalasa</i>	E.C.1.11.1.6	CAT	,	,	X	,	,	X	X	,	,	,	,
<i>Esterasa</i>	E.C.3.1.1.1	EST	X	,	X	,	,	X	X	X	,	X	,
<i>Formato deshidrogenasa</i>	E.C.1.2.1.2	FDH	X	,	,	,	,	X	X	,	,	,	,
<i>Glucosa deshidrogenasa</i>	E.C.1.1.1.118	GCDH	X	,	,	,	,	X	,	,	,	,	,

Tabla 8.3.3. Sistemas enzimáticos resueltos. En azul se señalan aquéllas enzimas que finalmente pudieron ser interpretadas.

ENZIMA			SISTEMA GEL/ELECTRODO	
NOMBRE	CÓDIGO EC	ABREV.	NOMBRE	ABREV.
<i>Fosfogluconato deshidrogenasa</i>	E.C.1.1.1.44	6PGD	Morfolina- citrato. pH 6,1	MC6.1
<i>Fosfatasa ácida</i>	EC 3.1.3.2.	ACP	Morfolina- citrato. pH 6,5	MC6.5
<i>Diaporasa</i>	E.C. 1.8.1.4	DDH	Borato de litio. pH 8,3	BL8.3
<i>Glutamato-oxaloacetato-transaminasa</i>	EC 2.6.1.1.	GOT	Borato de litio. pH 8,3	BL8.3
<i>Isocitrato deshidrogenasa</i>	E.C.1.1.1.42	IDH	Morfolina- citrato. pH 6,1	MC6.1
<i>Malato deshidrogenasa</i>	E.C.1.1.1.37	MDH	Morfolina- citrato. pH 6,1	MC6.1
<i>Enzima málico</i>	E.C.1.1.1.40	ME	Borato de litio. pH 8,3	BL8.3
<i>Menadióna reductasa</i>	E.C.1.6.99.22	MNR	Borato de litio. pH 8,3	BL8.3
<i>Fosfoglucoisomerasa</i>	E.C.5.3.1.9	PGI	Borato de litio. pH 8,3	BL8.3
<i>Fosfoglucomutasa</i>	E.C.5.4.2.2	PGM	Histidina- citrato. pH 5,7	HC5.7
<i>Shikímico deshidrogenasa</i>	E.C.1.1.1.25	SKH	Morfolina- citrato. pH 6,1	MC6.1

Tabla 8.3.4. Nomenclatura, sinonimias y características básicas de los isoenzimas ensayados con éxito. La numeración de la columna "REFS" corresponde a 1: Wendel y Weeden (1989); 2: Soltis et al. (1983); 3: Murphy et al (1996). Las siglas "JC" en esta misma columna se refieren a bibliografía disponible en el Jardín Canario. "ESTR" se refiere a la estructura cuaternaria del enzima correspondiente (M: monómera, D: dímera, TR: trímera, TE: tetramera, O: octámera). "N" es el número de loci que se han publicado en la literatura para cada enzima. "LOCALIZACIÓN" se refiere a la ubicación intracelular de los isoenzimas (cuando se conoce): cit: citoplasma; p: plastidio; mt: mitocondria; mc: microcuerpos. En Caujapé - Castells et al. 2001 (Isoenzimas en gel horizontal del almidón -en prensa-).

ENZIMA	CÓDIGO EC	ABREV.	REFS.	ESTR.	N	LOCALIZACIÓN
<i>Fosfogluconato deshidrogenasa</i>	E.C.1.1.1.44	6PGD	JC	D	2	cit, p.
<i>Fosfatasa ácida</i>	E.C. 3.1.3.2.	ACP	2	M,D	-	varios
<i>Diaporasa</i>	E.C.1.8.1.4	DDH	2	M,D,T	1-4	cit, p, mt
<i>Glutamato-oxaloacetato-transaminasa</i>	EC 2.6.1.1.	GOT	-	D	-	-
<i>Isocitrato deshidrogenasa</i>	E.C.1.1.1.42	IDH	1,2,3	D	1	cit, p.
<i>Malato deshidrogenasa</i>	E.C.1.1.1.37	MDH	1	M, D	3	cit, mit, mc
<i>Enzima málico</i>	E.C.1.1.1.40	ME	1,2,3	TE	1	cit
<i>Menadióna reductasa</i>	E.C.1.6.99.22	MNR	2	M	2-3	c, p, mt
<i>Fosfoglucoisomerasa</i>	E.C.5.3.1.9.	PGI	1,2	D	2	cit, p.
<i>Fosfoglucomutasa</i>	E.C.5.4.2.2	PGM	1,2,3	M	2	cit, p.
<i>Shikímico deshidrogenasa</i>	E.C.1.1.1.25	SKH	1,2,3	M	1-2	cit, p.

las esperadas bajo apareamiento al azar. Para ello, la desviación total (F_{IT}) se descompone en desviaciones debidas a las diferencias entre poblaciones (F_{ST}), y dentro de las poblaciones (F_{IS}). Según WRIGHT (1951), estos parámetros están relacionados por la siguiente fórmula:

$$F_{IT} = (1-F_{ST}) (1-F_{IS})$$

Los estadísticos F de Wright (1951) se calcularon para todos los loci mediante el programa Popgene (Version 1.32. 1997). Los estadísticos de diversidad genética interpoblacional de Nei (1973) también estiman las componentes intra-e inter poblacional de la variación genética detectada. A nivel conceptual son análogos a los de Wright, aunque su método de derivación y estimación es diferente. Estos estadísticos fueron estimados mediante el programa GeneStat-PC 3.31 (LEWIS & WHITKUS, 1993).

Las distancias (D) e identidades (I) genéticas (NEI, 1978) para todos los pares de combinaciones de las poblaciones muestreadas se calcularon por medio del análisis de los genotipos en el programa BIOSYS-1 version 1.7 (SWOFORD & SELANDER, 1989).

Se ha llevado a cabo el test no paramétrico propuesto por CORNUET & LUIKART (1996) para detectar si las poblaciones muestreadas han experimentado un efecto de cuello de botella reciente. Este test compara la heterocigosidad esperada (H_e) bajo las expectativas de Hardy-Weinberg con la heterocigosidad esperada en el equilibrio (H_{eq}), para una muestra con el mismo número de alelos y el mismo tamaño muestral que los usados para medir la heterocigosidad esperada (H_e) (LUIKART & CORNUET, 1998). La explicación de este test en términos sencillos es que, en una situación de cuello de botella, los alelos de baja frecuencia se pierden más rápidamente que la heterocigosidad, por lo que las poblaciones sometidas a esta situación tendrán un exceso temporal de heterocigotos. Los cálculos para este test fueron realizados sobre los datos

correspondientes a la frecuencia alélica usando el modelo de mutación por etapas (SMM, por “stepwise mutation model”) y el modelo de alelos independientes (IAM, por “independent allele model”), usando el programa Bottleneck (PIRY, LUIKART & CORNUET, 1998).

La probabilidad de pérdida L (es decir, la probabilidad de que una muestra de tamaño N no contenga un alelo con frecuencia poblacional p) fue estimada usando la expresión:

$$L=(1-p)^{2N} \text{ (BENGTSSON } et al., 1995)$$

para los alelos que (1) tenían una frecuencia total menor de 0,5, y (2) estaban presentes en el 50% o menos de todas las poblaciones muestreadas. Se calcularon y representaron las probabilidades de pérdida esperada L_e (asumiendo que los alelos tenían su frecuencia media total en cada una de las poblaciones consideradas) y las probabilidades de pérdida observadas L_o . Estos valores fueron utilizados para dos análisis de regresión lineal, donde la frecuencia de cada alelo se representó en el eje X, y el $-\log(L_o)$ y $-\log(L_e)$ se representaron en el eje Y. Siguiendo a BENGTSSON *et al.* (1995), se obtuvo un valor de representatividad muestral (R) dividiendo la pendiente de la línea de regresión observada (basada en los valores de L_o) por la pendiente de la línea de regresión esperada (basada en los valores de L_e). Este valor se interpreta como la probabilidad de representar todos los alelos raros incluidos en las estimaciones muestreando una sola población al azar. Los cálculos de rareza alélica fueron realizados con las poblaciones de *E. callithyrsum*.

La interpretación de los patrones electroforéticos, el almacenamiento de los datos genotípicos individuales, los cálculos de probabilidad de pérdida y la obtención de los formatos necesarios para la implementación de estos datos en los programas usados para estimar los parámetros de variabilidad genética fueron llevados a cabo con el programa Transformer-1 (CAUJAPÉ- CASTELLS,

2001). Transformer- 1 es una nueva herramienta informática de análisis genético poblacional creada en el Jardín Botánico *Viera y Clavijo* para facilitar el almacenamiento de los datos genotípicos individuales y acelerar considerablemente su análisis genético. La versión actualizada de este programa, Transformer- 2 (CAUJAPÉ-CASTELLS Y BACCARANI-ROSAS, 2004), puede descargarse de forma gratuita junto con su manual de uso y dos archivos de ejemplo, en la web del Jardín Botánico Canario “Viera y Clavijo” (<http://www.jardincanario.org>), hipervínculo “Genética de la Conservación”.

Con el fin de comprobar la posible incidencia que pudieran tener el heteromorfismo sexual y la heterocromía floral sobre la diversidad genética poblacional, se ha realizado un estudio de correlación. Para ello se ha calculado la diversidad (D_v) de formas sexuales y cromáticas de cada una de las poblaciones naturales muestreadas para los análisis isoenzimáticos, según la expresión:

$$D_v = 1 - \sum f^2 \quad (\sum = \text{sumatorio})$$

Donde f representa la frecuencia en tanto por uno de las formas sexuales/cromáticas para cada población. El método empleado para calcular estas frecuencias se detalla en el Capítulo 5 (apartado 5.3.3.), y los resultados obtenidos se pueden consultar (en forma de tantos por ciento) en el Anexo V- tabla 5.4.13. La diversidad de formas cromáticas se ha calculado a partir de los datos correspondientes al color en la región apostapétala de la corola. Dado que la incidencia de este tipo de heterocromía en las poblaciones naturales de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es prácticamente nula (ver Capítulo 5, apartado 5.4.3.2.), este cálculo sólo se ha realizado para *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*. Por el contrario, el índice de diversidad de formas sexuales se ha calculado para todas las poblaciones incluidas en el análisis isoenzimático (ver el próximo apartado) de las que se disponía de datos. En ambos casos, los resultados de estos índices se han correlacionado con los de riqueza y diversidad genéti-

ca poblacionales mediante la correlación bivariada de Pearson Capítulo 2 (apartado 2.4.4.).

8.4. RESULTADOS

Patrones electroforéticos

Todas las interpretaciones de los geles correspondientes a cada uno de los siete enzimas ensayados se dibujaron en la matriz del programa Transformer-1 (CAUJAPÉ-CASTELLS, 2001), (ver figura 8.4.1.). Como ya se ha comentado en el apartado de material y métodos, a pesar de las numerosas pruebas y esfuerzos realizados, los metabolitos secundarios presentes en las hojas de las plantas analizadas menoscabaron la resolución electroforética. Por ello, finalmente sólo se pudieron interpretar con garantías cinco de las 11 enzimas resueltas (tabla 8.3.3., figura 8.4.2.). Los protocolos de tinción para las enzimas resueltas se presentan en el Anexo VII- tabla 8.4.1. Las frecuencias alélicas encontradas en las poblaciones naturales se ofrecen en el Anexo VII- tabla 8.4.2. Los resultados de los patrones obtenidos para estos enzimas se describen a continuación. Es necesario hacer hincapié en que, incluso para los cinco enzimas en que se consiguió una resolución adecuada con el material procedente de las poblaciones naturales, no fue posible interpretar satisfactoriamente todos los individuos sometidos a análisis.

La enzima ACP (figura 8.4.3.) presentó una única zona de actividad enzimática en la parte inferior de la región anodal del gel, que se ha considerado como un locus segregante (*Acp-1*). Este locus, en el que se detectaron un total de cuatro alelos, mostró un patrón de bandas correspondiente a un enzima dimérico. Sin embargo, ni la disposición de las bandas ni sus intensidades se ajustaron siempre a las esperadas según un patrón de herencia mendeliana codominante,

pues en algunos casos la banda intermedia (correspondiente al heterodímero) no se situaba de manera equidistante respecto a las otras dos (homodímeros) y/o su intensidad no era claramente mayor que la de ellas. En todas las poblaciones analizadas el alelo *Acp-1b* apareció de forma mayoritaria, presentando generalmente un patrón que variaba desde una única banda (que podía ser desde fina a muy gruesa), hasta dos bandas más o menos separadas. En todos estos casos las señales se interpretaron como modificaciones de la estructura cuaternaria debidas a los efectos de la corriente eléctrica, y los individuos como homocigotos.

La enzima GOT (figura 8.4.4.) mostró una única zona de actividad enzimática en la parte superior de la región anodal del gel, que ha sido designada como un locus segregante (*Got-1*). Aunque este locus, en el que también se detectaron un total de cuatro alelos, mostró un patrón similar al propio de un enzima dimerico, ni la disposición ni la intensidad de sus bandas corresponden normalmente a las propias de un patrón de herencia mendeliana codominante. Esto es debido a que con frecuencia el heterodímero no se encuentra a una misma distancia de los dos homodímeros y/o sus intensidades tampoco se ajustan a las esperadas según este patrón. El alelo *Got-1b* está presente en casi todas las poblaciones de manera predominante y, aunque en la mayoría de los casos se presenta como una única banda, en otros lo hace como dos bandas cercanas que se han interpretado como artefactos asociados a la corriente eléctrica.

La enzima ME (figura 8.4.5.) descubrió una única zona de actividad enzimática en la parte central del gel, que se ha considerado como un locus (*Me-1*). Este locus presenta un carácter monomórfico para el mismo alelo en todas las poblaciones estudiadas pues, aunque en todas ellas se han observado ligerísimas variaciones en la altura de las señales entre individuos, éstas son tan pequeñas que no permiten establecer diferencias claras y por ello se han considerado como correspondientes a un mismo alelo.

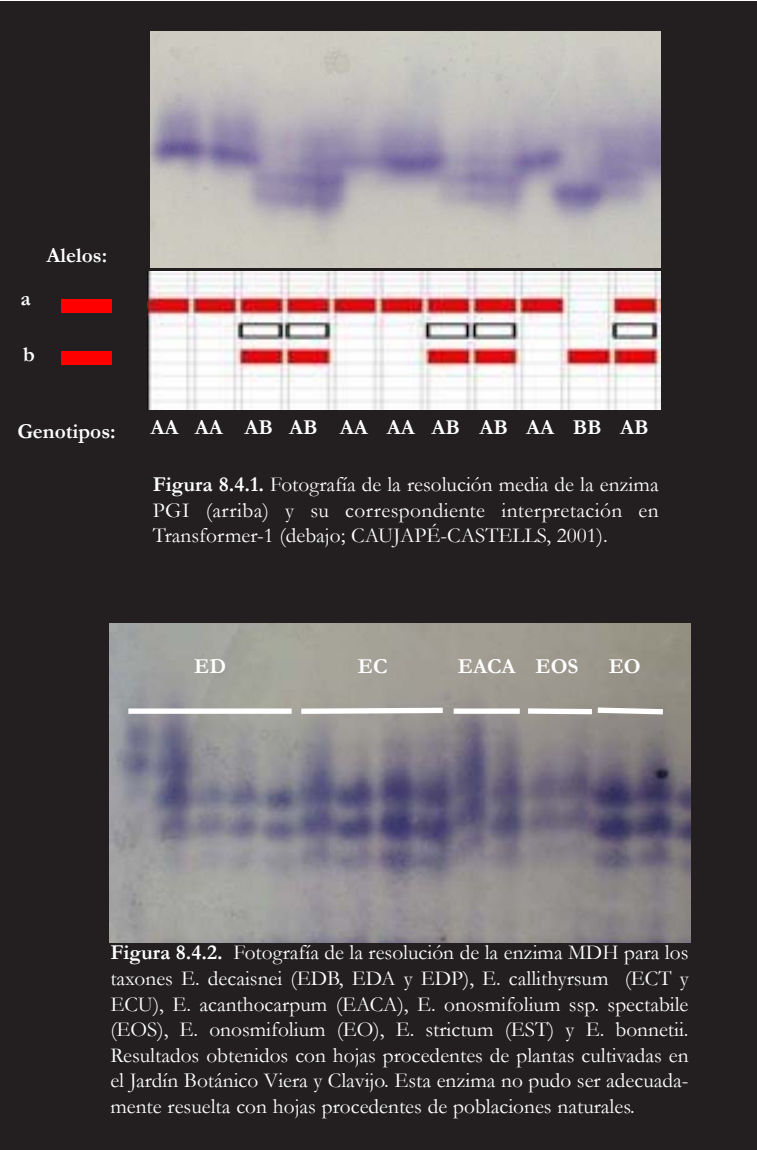




Figura 8.4.3. Resolución media de la enzima ACP.

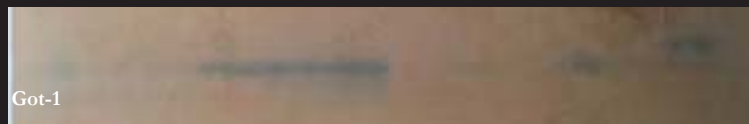


Figura 8.4.4. Fotografía de la resolución media de la enzima GOT.

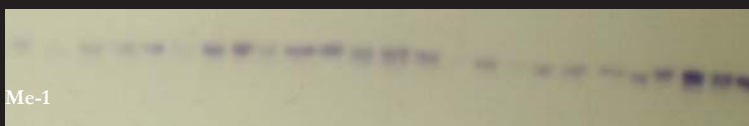


Figura 8.4.5. Fotografía de la resolución media de la enzima ME.



Figura 8.4.6. Fotografía de la resolución media de la enzima PGI.

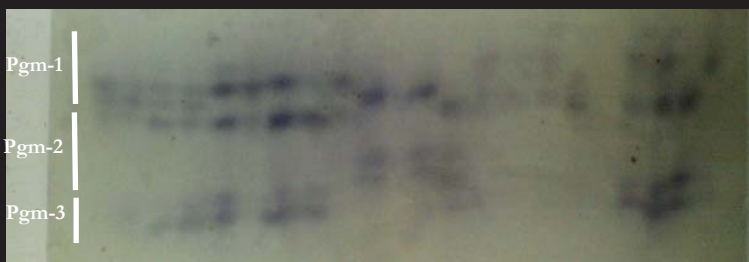


Figura 8.4.7. La enzima PGM exhibió tres loci segregantes (Pgm-1, Pgm-2 y Pgm-3), cuyos patrones de expresión se adaptaron a un modelo de expresión monómera.

La enzima PGI (figura 8.4.6.) mostró una única zona de actividad enzimática en la franja superior de la región anodal del gel, que se ha designado como locus segregante (*Pgi-1*). El patrón exhibido por este locus, en el que en total se han detectado siete alelos, se ajusta al de un enzima dimérico con herencia mendeliana codominante. Esto significa que los individuos heterocigotos exhibieron tres bandas, de las cuales la del heterodímero fue más intensa que la de cada una de los homodímeros, y equidistante respecto a ellas. Esta enzima exhibió en casi todas las poblaciones una zona de actividad difusa por encima de la región correspondiente a las bandas interpretadas, que no se consideró en los análisis.

La enzima PGM (figura 8.4.7.) exhibió tres loci segregantes (*Pgm-1*, *Pgm-2* y *Pgm-3*) en la región anodal del gel, cuyos patrones de expresión se adaptaron a un modelo de expresión monómera (con dos bandas de igual intensidad en los individuos heterocigotos). Se han detectado un total de 10 alelos (cuatro en el locus *Pgm-1* y tres en cada uno de los loci *Pgm-2* y *Pgm-3*).

Niveles de variación genética

La interpretación genética de las 5 enzimas examinadas permitió la resolución de 7 loci putativos, uno de los cuales fue monomórfico en todas las poblaciones (*Me-1*). De los 26 alelos detectados, se encontraron 5 alelos exclusivos de *E. decaisnei* (*Pgi-1f*, *Pgi-1g*, *Acp-1a*, *Got-1a* y *Got-1c*), dos compartidos entre *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* (*Pgi-1d* y *Pgm-1a*), y tres entre *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* (*Acp-1c*, *Acp-1d* y *Pbm-1b*). Los 16 alelos restantes fueron compartidos por diversas combinaciones de las 43 poblaciones examinadas, no habiéndose encontrado *alelos diagnóstico* (es decir, alelos monomórficos para un taxon que no fueran compartidos por otros táxones), ni alelos presentes exclusivamente en todas las poblaciones de cada taxon.

De las 43 poblaciones sometidas a análisis, sólo se incluyeron en los análisis cuantitativos las 23 en las que se resolvieron siete loci, considerando que éste es el mínimo necesario para que los datos tengan una consistencia suficiente que permita su discusión. Además, ninguno de los programas de análisis utilizados (excepto Transformer-1) admite diferente número de loci en las distintas poblaciones, lo cual imponía una restricción adicional al análisis estadístico.

Los indicadores básicos de variabilidad isoenzimática (tabla 8.4.3.) mostraron en general una diversidad poblacional moderada dentro y entre las poblaciones de cada taxon considerado. Analizando los datos por táxones, según los valores promedio obtenidos para cada parámetro calculado, se pueden destacar los siguientes aspectos:

- *E. decaisnei* es el taxon que presenta una mayor riqueza alélica (tanto con respecto al número total de alelos encontrados $-T= 11,62-$, como al número medio de alelos por locus $-A\bar{t}= 1,92-$) y de polimorfismo (porcentaje de locus polimórficos, $P= 51,77$).
- *E. onosmifolium* posee los mayores valores medios de heterocigosidad (observada $-H_o= 0,16-$ y esperada $-H_e= 0,24-$). Tras *E. decaisnei*, y con valores muy parecidos, es el taxon que posee la mayor tasa media de de alelos por locus ($A\bar{t}=1,88$) y de polimorfismo ($P=51,42$).
- *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* tiene el mayor promedio de fijación ($F= 0,56$) y los menores valores de riqueza alélica ($T= 9,5$; $A\bar{t}= 1,55$), polimorfismo ($P= 42,85$), heterocigosidad ($H_o= 0,087$; $H_e= 0,205$) y alogamia ($t= 0,283$).
- *E. callithyrsum* posee la mayor tasa de alogamia ($t= 0,617$) y el menor promedio de fijación ($F= 0,243$). Tras *E. decaisnei*, es el taxon en el que se ha encontrado un mayor número total de alelos ($T= 11,428$).

- Los valores de diversidad enzimática relativos al número total de alelos (T), número medio de alelos por locus ($A\bar{t}$), porcentaje de loci polimórficos (P), y heterocigosidad observada (H_o) y esperada (H_e) correspondientes a la única población analizada de *E. acanthocarpum* se sitúan en un punto intermedio entre los valores máximo y medio del resto de táxones, mientras que el índice de fijación (F) lo hace en un punto intermedio entre sus valores mínimo y medio. Sólo en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* los valores registrados en *E. acanthocarpum* llegan a igualar (T y P) o superar a los valores máximos ($A\bar{t}$ y t) y mínimos (F) encontrados en él.

Del análisis entre táxones por poblaciones, se pueden destacar los siguientes aspectos:

- Con respecto al número total de alelos detectados (T), el valor máximo ($T=15$) se ha encontrado en poblaciones de *E. callithyrsum* (ECT), *E. decaisnei* (EDM) y *E. onosmifolium* (EORIN y EOTAI), mientras que el valor mínimo ($T=8$) corresponde a la población EOLj de *E. onosmifolium*.
- El número medio de alelos por locus ($A\bar{t}$) presenta un valor máximo en la población EDM (*E. decaisnei*, $A\bar{t}= 2,6 \pm 0,5$) y uno mínimo a las poblaciones EOLj (*E. onosmifolium*, $A\bar{t}= 1,4 \pm 0,2$) y EOSP (*E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, $A\bar{t}= 1,4 \pm 0,3$).
- La proporción de locus polimórficos (P) encuentra su valor máximo ($P=71,4$) en las poblaciones ECT (*E. callithyrsum*), EDPB (*E. decaisnei*) y EOTA (*E. onosmifolium*). El valor mínimo ha sido de $P= 14,3$ y corresponde a la población ECLE (*E. callithyrsum*).
- La heterocigosidad observada (H_o) tiene su valor máximo ($H_o= 0,381 \pm 0,184$) en la población EOLj (*E. onosmifolium*), y el mínimo en EDB ($H_o= 0,047 \pm 0,025$).

- La heterocigosidad esperada (H_e) encuentra su valor máximo ($H_e = 0,308 \pm 0,114$) en EOSG (*E. onosmifolium* ssp. *spectabile*), y el mínimo ($H_e = 0,102 \pm 0,077$) en ECLE (*E. callithyrsum*).
- El índice de fijación (F) presenta su valor máximo ($F = 0,833$) en la población EOLj (*E. onosmifolium*), mientras que el mínimo ($F = 0,026$) corresponde a la población EDT (*E. decaisnei*).
- Finalmente, en relación con la tasa de alogamia (t), el valor máximo ($t = 0,949$) corresponde a EDT (*E. decaisnei*), y el mínimo ($t = 0,091$) a EOLj (*E. onosmifolium*).

Analizando cada una de estas variables entre las distintas poblaciones de cada taxon, se obtiene el siguiente esquema:

- *E. decaisnei*: los valores más elevados de riqueza alélica correspondieron a la población EDM ($T = 15$; $A_t = 2,6 \pm 0,5$), y los menores a EDAG ($T = 9$; $A_t = 1,6 \pm 0,2$). La población EDPB presenta los mayores niveles de polimorfismo ($P = 71,4$), de heterocigosidad esperada ($H_e = 0,267 \pm 0,076$) y de fijación ($F = 0,667$), y la menor tasa de alogamia ($t = 0,2$). A EDB le corresponden los menores niveles de polimorfismo ($P = 28,6$) y de heterocigosidad (observada $-H_o = 0,047 \pm 0,025$ - y heterocigosidad esperada $-H_e = 0,149 \pm 0,094$). Finalmente, EDT posee los mayores valores de heterocigosidad observada ($H_o = 0,247 \pm 0,135$) y la mayor tasa de alogamia ($t = 0,949$), así como el menor índice de fijación ($F = 0,026$).
- *E. callithyrsum*: ECT presenta los mayores valores de riqueza génica (tanto respecto al número total de alelos $-T = 15$ - como, conjuntamente con ECH, al promedio de alelos por locus $-A_t = 2,1 \pm 0,3$ -), de polimorfismo ($P = 71,4$), de heterocigosidad (observada $-H_o = 0,197 \pm 0,100$ - y esperada $-H_e = 0,270 \pm 0,097$ -) y de fijación ($F = 0,344$), y la menor tasa de alogamia ($t = 0,488$). Los menores valores de riqueza alélica en relación con

el número total de alelos encontrados corresponden a las poblaciones ECLA, ECLE y ECUARI ($T = 9$), y sólo a las dos últimas con respecto al promedio de alelos por locus (A_t 1,6 \pm 0,3 ECLE; 1,6 \pm 0,2 ECUARI). El valor mínimo de polimorfismo ($P = 14,3$) y de heterocigosidad (observada, $H_o = 0,058 \pm 0,035$, y esperada, $H_e = 0,102 \pm 0,077$) corresponden a ECLE. El menor índice de fijación ($F = 0,090$) y la mayor tasa de alogamia ($t = 0,835$) corresponden a ECMO, y la menor tasa de alogamia a ECT ($t = 0,448$).

- *E. onosmifolium*: los mayores niveles de riqueza alélica se han detectado en las poblaciones EORIN y EOTAI ($T = 15$; $A_t = 2,4 \pm 0,5$ y $2,4 \pm 0,6$, respectivamente). El mayor porcentaje de locus polimórficos ($P = 71,4$), la mayor tasa de alogamia ($t = 0,745$) y el menor índice fijación ($F = 0,146$) de corresponden a la población EOTA. Finalmente, los mayores índices de heterocigosidad se han encontrado en EOLj ($H_o = 0,381 \pm 0,184$; $H_e = 0,301 \pm 0,153$). En relación a los valores mínimos, los menores niveles de riqueza genética se encontraron, con respecto al número total de alelos detectados, en EOAP y EOLj ($T = 8$), y en cuanto al promedio de alelos por locus sólo en EOLj ($A_t = 1,4 \pm 0,2$). A esta misma población le corresponde también la menor tasa de alogamia ($t = 0,091$). La menor proporción de loci polimórficos ($P = 28,6$) y de heterocigosidad esperada ($H_e = 0,145 \pm 0,086$) son los de la población EOAP. Finalmente, el menor nivel de heterocigosidad observada ($H_o = 0,065 \pm 0,042$) corresponde a EOA.
- *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*: para todas las variables consideradas, excepto el índice de fijación ($F_{\min} = 0,522$; $F_{\max} = 0,598$), los valores mínimos corresponden a EOSP ($T = 9$; $A_t = 1,4$; $P = 28,6$; $t = 0,252$; $H_o = 0,060$; $H_e = 0,103$) y, por tanto, los máximos a EOSG ($T = 10$; $A_t = 1,7$; $P = 57,1$; $t = 0,314$; $H_o = 0,115$; $H_e = 0,308$).

La mayoría de loci polimórficos no se adaptaron a las proporciones del equilibrio de Hardy-Weinberg (datos no mostrados).

Ninguna de las poblaciones examinadas muestra evidencias de un cuello de botella reciente según el test desarrollado por CORNUET & LUIKART (1996) (tabla 8.4.3.) y todos los loci resueltos son neutrales según el test de Ewens-Watterson (tabla 8.4.4.).

El porcentaje de variación que se explica por la diferenciación entre poblaciones (tabla 8.4.4.) es moderado, con valores de $G_{st} = 0,225$ en *E. decaisnei*, $G_{st} = 0,123$ en *E. callithyrsum*, $G_{st} = 0,200$ en *E. onosmifolium*, y $G_{st} = 0,144$ en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. De acuerdo con estos niveles de diferenciación genética, los niveles medios de flujo génico estimados según el número de migrantes por generación (N_m) nunca superan el valor de $N_m = 1$ (tabla 8.4.5.), con un máximo de $N_m = 1,000$ en *E. callithyrsum* y un mínimo de $N_m = 0,684$ en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Las distancias genéticas medias de Nei (1973) son $D_{st} = 0,055$ para *E. decaisnei*, $D_{st} = 0,024$ dentro de *E. callithyrsum*, $D_{st} = 0,054$ en *E. onosmifolium*, y $D_{st} = 0,031$ en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (tabla 8.4.4.). La proximidad genética más alta (NEI, 1978) ($D = 0,000$) ha sido detectada dentro de *E. callithyrsum* (ECLA-ECMO) y la más baja ($D = 0,380$) entre dos poblaciones de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (ECLE-EOSP). Dentro de cada taxon los valores extremos de estas distancias son: D [0,012 (EDB-EDHP)-0,175 (EDAG-EDPB)] en *E. decaisnei*; D [0,000 (ECLA-ECMO)-0,067 (ECH-ECUANT)] en *E. callithyrsum*; D [0,009 (EORIN-EOLj)-0,127 (EOAP-EORIN)] en *E. onosmifolium*; y $D = 0,042$ entre las dos poblaciones de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (EOSG-EOSP).

A partir de los datos de las 23 poblaciones con siete loci resueltos se han construido varios cluster UPGMA empleando el coeficiente de identidad de

Nei (1978) (I): uno para el conjunto de los táxones, y tres más de forma independiente para las especies: *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* (figuras 8.4.8. a 8.4.11.):

- En el cluster correspondiente al conjunto de los táxones (figura 8.4.8.) se observan cuatro agrupaciones. Dos de ellas están compuestas por poblaciones de un mismo taxon: la primera corresponde a las dos poblaciones de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* ($I = 0,96$), separadas claramente del resto de las poblaciones; la segunda posee un coeficiente de identidad mayor ($I = 0,97$) y reúne a todas las poblaciones de *E. callithyrsum* excepto ECT y ECUANT. Las otras dos agrupaciones son bastante heterogéneas: una de ellas corresponde a tres de las cinco poblaciones de *E. onosmifolium*, dos de *E. decaisnei* y la única población analizada de *E. acanthocarpum* ($I = 0,95$); la otra agrupa a la mayoría de las poblaciones de *E. decaisnei*, dos de *E. onosmifolium* y dos de *E. callithyrsum* ($I = 0,94$). La población EDPB se mantiene algo aislada del resto, uniéndose a los últimos tres grupos con un coeficiente de identidad de 0,87.
- En líneas generales, el cluster de *E. decaisnei* (figura 8.4.9.) no muestra grandes variaciones con respecto a la agrupación relativa de sus poblaciones que refleja el cluster general. La diferencia más destacable es que en este caso el grupo formado por EDAG-EDAGÜ es el que se encuentra más separado del resto (en vez de EDPB).
- En el cluster de *E. callithyrsum* (figura 8.4.10.) se observan asociaciones similares a las del cluster general, a excepción de la población ECT, que en este caso se encuentra más integrada con el resto.
- El cluster de *E. onosmifolium* (figura 8.4.11.) presenta asociaciones similares a las observadas en el cluster general.

Tabla 8.4.3. Indicadores básicos de la variabilidad isoenzimática para las 23 poblaciones de los 5 taxones estudiados en las que se resolvieron siete loci. T: número total de alelos encontrados; Al: número medio de alelos por locus; P: proporción de locus polimórficos (se ha considerado que un locus es polimórfico cuando la frecuencia del alelo más frecuente no excede 0.95); Ho y He: heterocigosidad esperada y observada; F: índice de fijación; t: tasa de alogamia [$t=(1-F)/(1+F)$]. Los valores entre paréntesis equivalen a la desviación estándar. PL: número de loci polimórficos usados en los tests de cuello de botella; Hd/He: número de loci con deficiencia y exceso de heterocigotos (respectivamente) de acuerdo con el modelo de alelos independientes (IAM) y el modelo de mutación secuencial (SMM); E: probabilidad del test de cuello de botella. Los tests de cuello de botella sólo se realizaron en las poblaciones que presentaban cuatro ó más loci polimórficos. Los valores entre paréntesis son el error estándar. El símbolo "-" en la zona de los tests de cuello de botella significa que la población tenía menos de cuatro loci polimórficos, por lo cual el número de datos para este test es insuficiente. Además de estos datos, se incluyen los índices de diversidad poblacional de heteromorfismos sexuales (Dvxs) y heterocromía floral (Dvcol) de aquéllas poblaciones para los que han podido ser calculados. En este caso el símbolo "--" significa que no se disponía de los datos suficientes para realizar estos cálculos.

Tx/ Pob	Indicadores básicos de diversidad isoenzimática							Diversidad de heteromorfismos		Tests de cuello de botella				
	T	Al	P	Ho	He	Fis	i	Dvxs	Dvcol	IAM			SMM	
										PL	Hd/He	P	Hd/He	P
<i>E. decaisnei</i>														
EDA	12	2,0 (+/- 0,4)	42,9	0,121 (+/- 0,075)	0,175 (+/- 0,092)	0,256	0,592	0	—	—	—	—	—	—
EDAG	9	1,6 (+/- 0,2)	57,1	0,168 (+/- 0,117)	0,213 (+/- 0,083)	0,365	0,465	0,20	—	—	—	—	—	—
EDAGÜ	10	1,7 (+/- 0,3)	57,1	0,096 (+/- 0,053)	0,150 (+/- 0,061)	0,479	0,352	0,16	—	4	2/2	0,654	3/1	0,274
EDB	11	1,7 (+/- 0,4)	28,6	0,047 (+/- 0,025)	0,149 (+/- 0,094)	0,464	0,366	0,46	—	—	—	—	—	—
EDHP	12	1,9 (+/- 0,4)	42,9	0,116 (+/- 0,065)	0,198 (+/- 0,103)	0,186	0,686	0,31	—	4	2/2	0,636	2/2	0,627
EDM	15	2,6 (+/- 0,5)	57,1	0,153 (+/- 0,071)	0,240 (+/- 0,101)	0,229	0,627	—	—	5	4/1	0,139	4/1	0,122
EDPB	13	2 (+/- 0,3)	71,4	0,105 (+/- 0,060)	0,267 (+/- 0,076)	0,667	0,200	0,39	—	5	3/2	0,491	4/1	0,132
EDT	11	1,9 (+/- 0,3)	57,1	0,247 (+/- 0,135)	0,250 (+/- 0,096)	0,026	0,949	—	—	6	2/4	0,230	2/4	0,333
Media	11,6	1,925	51,8	0,132	0,205	0,334	0,530	—	—	—	—	—	—	—
<i>E. callithyrsum</i>														
ECF	13	2,1 (-0,3)	42,9	0,108 (-0,062)	0,206 (-0,105)	0,31	0,527	0,48	0,16	—	—	—	—	—
ECLA	9	1,7 (-0,4)	42,9	0,133 (-0,09)	0,173 (-0,098)	0,292	0,548	0	0,37	—	—	—	—	—
ECLE	9	1,6 (-0,3)	14,3	0,058 (-0,035)	0,102 (-0,077)	0,149	0,741	—	—	—	—	—	—	—
ECMO	14	2 (-0,2)	57,1	0,174 (-0,092)	0,226 (-0,087)	0,09	0,835	0,2	0,49	7	4/3	0,511	4/3	0,374
ECT	15	2,1 (-0,3)	71,4	0,197 (-0,1)	0,27 (-0,097)	0,344	0,488	0,12	0,79	6	3/3	0,626	4/2	0,203
ECUANT	11	1,7 (-0,4)	42,9	0,094 (-0,05)	0,132 (-0,07)	0,278	0,565	0,54	0,16	—	—	—	—	—
ECUARI	9	1,6 (-0,2)	57,1	0,118 (-0,058)	0,150 (-0,057)	0,236	0,618	—	—	4	2/2	0,583	3/1	0,339
Media	11,4	1,8	46,9	0,126	0,126	0,243	0,617	0,27	0,40	—	—	—	—	—

Tabla 8.4.3. Continuación

Tx/ Pob	Indicadores básicos de diversidad isoenzimática							Diversidad de heteromorfismos		Tests de cuello de botella				
										IAM		SMM		
	T	A ₁	P	H _O	H _e	Fis	s	D _{usx}	D _{usoi}	PL	Hd/He	P	Hd/He	P
<i>E. onosmifolium</i>														
EOA	9	1,6 (+/- 0,2)	57,1	0,065 (+/- 0,042)	0,217 (+/- 0,087)	0,517	0,318	0,44	0,24	4	1/3	0,288	2/2	0,678
EOAP	8	1,6 (+/- 0,3)	28,6	0,082 (+/- 0,070)	0,145 (+/- 0,086)	0,241	0,612	0,17	0,03	—	—	—	—	—
EORIN	15	2,4 (+/- 0,5)	57,1	0,126 (+/- 0,052)	0,278 (+/- 0,105)	0,49	0,342	0,53	0,03	5	4/1	0,142	4/1	0,131
EOTA	15	2,4 (+/- 0,6)	71,4	0,171 (+/- 0,049)	0,275 (+/- 0,109)	0,146	0,745	0,47	0,07	5	4/1	0,179	4/1	0,209
EOLj	8	1,4 (+/- 0,2)	42,9	0,381 (+/- 0,184)	0,301 (+/- 0,153)	0,833	0,091	—	—	—	—	—	—	—
Media	11	1,9	51,42	0,165	0,243	0,445	0,422	0,4	0,09	—	—	—	—	—
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>														
EOSG	10	1,7 (+/- 0,3)	57,1	0,115 (+/- 0,075)	0,308 (+/- 0,114)	0,522	0,314	0,51	—	4	0/4	0,073	0/4	0,0766
EOSP	9	1,4 (+/- 0,3)	28,6	0,06 (+/- 0,060)	0,103 (+/- 0,076)	0,598	0,252	0,35	—	—	—	—	—	—
Promedio	9,5	1,55	42,85	0,087	0,205	0,56	0,283	0,43	—	—	—	—	—	—
<i>E. acanthocarpum</i>														
EAA	10	1,9 (-0,3)	57,1	0,18 (-0,139)	0,242 (-0,136)	0,214	0,647	—	—	4	2/2	0,657	2/2	0,625
Media	10,7	1,8	50,018	0,138	0,226	0,359	0,5	—	—	—	—	—	—	—

Tabla 8.4.4. Test de neutralidad de Ewens-Watterson y estadísticos de estructura poblacional de Nei (1973) y Wright (1951) para los loci polimórficos en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. SE: desviación estándar; L95: límite inferior para el intervalo de confianza del 95% para el valor medio del estadístico E-W; U95: límite superior para el intervalo de confianza del 95% para el valor medio del estadístico de E-W. Un locus puede ser considerado como neutral cuando su valor medio E-W se encuentra dentro del intervalo de confianza.

LOCUS	Estadísticos de la estructura de los loci				Nei's (1973) sin modificar						Wright's (1951)		
	Test de Ewens-Watterson				Estadísticos de la estructura de las poblaciones								
	Mean	SE	L95	U95	Hs	Ht	Dst	CDst	Gst	CGst	Fis	Fit	Fst
<i>E. decaisnei</i>													
PGI-1	0,465	0,024	0,261	0,823	0,447	0,502	0,055	0,104	0,109	0,150	0,615	0,657	0,109
ACP-1	0,805	0,028	0,501	0,973	0,019	0,020	0,001	0,000	0,041	0,042	0,300	0,328	0,041
GOT-1	0,654	0,032	0,357	0,947	0,078	0,085	0,007	0,007	0,081	0,084	0,571	0,606	0,081
PGM-1	0,550	0,028	0,304	0,896	0,470	0,707	0,237	0,592	0,335	0,482	0,244	0,497	0,335
PGM-2	0,656	0,031	0,370	0,947	0,132	0,141	0,009	0,010	0,062	0,067	0,747	0,763	0,062
PGM-3	0,660	0,029	0,370	0,947	0,193	0,273	0,081	0,105	0,294	0,329	-0,520	-0,073	0,294
Promedio					0,191	0,247	0,055	0,071	0,225	0,251	0,327	0,478	0,225
(±ES)					(±0,073)	(±0,101)							
<i>E. callithyrsum</i>													
PGI-1	0,663	0,033	0,372	0,958	0,532	0,587	0,055	0,125	0,094	0,141	0,312	0,376	0,093
ACP-1	0,665	0,034	0,364	0,958	0,046	0,049	0,003	0,003	0,060	0,062	0,383	0,420	0,060
GOT-1					0,024	0,024	0,000	0,000	0,018	0,018	-0,031	-0,013	0,018
PGM-1	0,668	0,033	0,368	0,958	0,366	0,466	0,100	0,172	0,214	0,274	0,147	0,330	0,215
PGM-2	0,805	0,029	0,502	0,979	0,129	0,137	0,008	0,009	0,057	0,061	0,217	0,262	0,057
PGM-3	0,794	0,029	0,501	0,979	0,120	0,125	0,004	0,005	0,035	0,037	0,592	0,606	0,035
Promedio					0,174	0,198	0,024	0,030	0,123	0,135	0,276	0,365	0,123
(±ES)					(±0,075)	(±0,088)							

Tabla 8.4.4. Continuación

LOCUS	Estadísticos de la estructura de los loci				Nei's (1973) sin modificar						Wright's (1951)		
	Test de Ewens-Watterson				Estadísticos de la estructura de las poblaciones								
	Mean	SE	L95	U95	Hs	Ht	Dst	CDst	Gst	CGst	Fis	Fit	Fst
<i>E. onosmifolium</i>													
PGI-1	0,378	0,011	0,240	0,663	0,427	0,558	0,131	0,260	0,235	0,318	0,779	0,831	0,235
ACP-1	0,748	0,023	0,503	0,926	0,059	0,063	0,004	0,004	0,063	0,064	0,579	0,606	0,062
PGM-1	0,463	0,017	0,287	0,787	0,427	0,558	0,131	0,260	0,235	0,318	0,258	0,432	0,235
PGM-2	0,750	0,024	0,503	0,926	0,327	0,408	0,082	0,129	0,120	0,246	-0,133	0,093	0,200
PGM-3	0,749	0,024	0,503	0,926	0,271	0,302	0,031	0,043	0,102	0,121	-0,281	-0,150	0,102
Promedio					0,216	0,270	0,054	0,071	0,200	0,227	0,236	0,389	0,200
(±ES)					(±0,073)	(±0,095)							
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>													
PGI-1					0,545	0,572	0,027	0,060	0,046	0,071	0,295	0,327	0,047
PGM-1					0,222	0,278	0,055	0,074	0,200	0,227	1,000	1,000	0,200
PGM-2					0,265	0,273	0,008	0,011	0,029	0,034	0,144	0,170	0,030
PGM-3					0,250	0,375	0,125	0,182	0,333	0,388	1,000	1,000	0,333
Promedio					0,183	0,214	0,031	0,038	0,144	0,159	0,523	0,592	0,144
(±ES)					(±0,076)	(±0,084)							

Tabla 8.4.5. Valores de Nm (bajo la diagonal) y distancia genética de Nei (1978) (sobre la diagonal) entre todos los pares de combinaciones de las poblaciones con siete loci resueltos. Los nombres de las poblaciones se pueden consultar en la tabla 8.3.1.

	ECH	ECLA	ECLE	ECMO	ECT	ECUANT	ECUARI	EDA	EDAG	EDAGU	EDB	EDHP	EDM	EDPB	EDT	EOA	EOAP	EOBIN	EOSG	EOSP	EOTA	EAAV	EOLG
ECH	*****	0,005	0,063	0,017	0,032	0,067	0,039	0,083	0,092	0,054	0,073	0,069	0,093	0,140	0,123	0,057	0,128	0,073	0,125	0,181	0,054	0,058	0,126
ECLA	0,995	*****	0,026	0	0,024	0,033	0,014	0,072	0,089	0,066	0,047	0,060	0,092	0,154	0,113	0,055	0,077	0,081	0,141	0,230	0,043	0,045	0,112
ECLE	0,939	0,975	*****	0,025	0,032	0,030	0,005	0,103	0,182	0,175	0,043	0,067	0,122	0,213	0,130	0,126	0,057	0,153	0,222	0,380	0,047	0,105	0,182
ECMO	0,983	1,000	0,976	*****	0,015	0,015	0,020	0,048	0,059	0,056	0,028	0,045	0,072	0,141	0,075	0,045	0,048	0,063	0,130	0,233	0,030	0,027	0,086
ECT	0,969	0,976	0,969	0,985	*****	0,025	0,034	0,028	0,108	0,100	0,014	0,012	0,035	0,105	0,042	0,080	0,060	0,074	0,171	0,272	0,008	0,057	0,118
ECUANT	0,935	0,968	0,971	0,985	0,976	*****	0,043	0,032	0,100	0,099	0,013	0,039	0,077	0,142	0,090	0,070	0,030	0,061	0,167	0,257	0,032	0,035	0,071
ECUARI	0,961	0,986	0,995	0,98	0,967	0,958	*****	0,116	0,163	0,161	0,066	0,090	0,129	0,209	0,146	0,114	0,081	0,139	0,171	0,324	0,063	0,101	0,172
EDA	0,920	0,931	0,902	0,953	0,973	0,969	0,890	*****	0,080	0,073	0,023	0,024	0,028	0,057	0,047	0,071	0,067	0,045	0,186	0,231	0,034	0,032	0,058
EDAG	0,912	0,915	0,834	0,943	0,898	0,904	0,849	0,923	*****	0,033	0,114	0,125	0,106	0,175	0,068	0,052	0,120	0,055	0,075	0,164	0,104	0,042	0,050
EDAGU	0,947	0,936	0,839	0,946	0,904	0,906	0,852	0,929	0,967	*****	0,102	0,098	0,115	0,141	0,127	0,042	0,150	0,052	0,155	0,149	0,103	0,030	0,079
EDB	0,929	0,954	0,958	0,972	0,986	0,987	0,936	0,977	0,892	0,903	*****	0,012	0,045	0,112	0,057	0,059	0,018	0,083	0,224	0,307	0,012	0,038	0,107
EDHP	0,934	0,942	0,935	0,956	0,988	0,961	0,914	0,976	0,883	0,907	0,988	*****	0,022	0,103	0,045	0,090	0,065	0,091	0,241	0,305	0,002	0,063	0,132
EDM	0,911	0,912	0,885	0,93	0,965	0,926	0,879	0,973	0,900	0,891	0,956	0,978	*****	0,074	0,033	0,091	0,085	0,100	0,214	0,304	0,017	0,072	0,122
EDPB	0,870	0,858	0,808	0,869	0,901	0,868	0,811	0,945	0,839	0,869	0,894	0,902	0,929	*****	0,139	0,135	0,176	0,128	0,300	0,307	0,119	0,111	0,174
EDT	0,884	0,893	0,878	0,928	0,959	0,914	0,864	0,954	0,934	0,881	0,944	0,956	0,967	0,870	*****	0,121	0,083	0,125	0,190	0,355	0,041	0,097	0,137
EOA	0,945	0,946	0,881	0,956	0,923	0,933	0,892	0,931	0,950	0,959	0,942	0,914	0,913	0,874	0,886	*****	0,062	0,046	0,113	0,152	0,068	0,011	0,066
EOAP	0,880	0,926	0,944	0,953	0,942	0,971	0,922	0,935	0,887	0,861	0,982	0,937	0,918	0,838	0,920	0,940	*****	0,127	0,227	0,377	0,048	0,051	0,115
EOBIN	0,929	0,922	0,858	0,939	0,928	0,941	0,870	0,956	0,947	0,949	0,920	0,913	0,905	0,880	0,883	0,955	0,881	*****	0,046	0,053	0,074	0,034	0,009
EOSG	0,882	0,868	0,801	0,878	0,843	0,846	0,843	0,830	0,928	0,856	0,800	0,786	0,807	0,741	0,827	0,893	0,797	0,955	*****	0,042	0,169	0,141	0,056
EOSP	0,835	0,795	0,684	0,792	0,762	0,774	0,724	0,794	0,848	0,861	0,736	0,737	0,738	0,735	0,701	0,859	0,686	0,948	0,959	*****	0,265	0,176	0,091
EOTA	0,947	0,958	0,954	0,97	0,992	0,968	0,939	0,967	0,901	0,902	0,988	0,998	0,983	0,888	0,960	0,934	0,953	0,929	0,844	0,767	*****	0,058	0,115
EAAV	0,944	0,956	0,901	0,973	0,944	0,965	0,904	0,968	0,959	0,971	0,963	0,939	0,931	0,895	0,908	0,989	0,950	0,966	0,869	0,839	0,944	*****	0,039
EOLG	0,882	0,894	0,833	0,918	0,888	0,931	0,842	0,944	0,951	0,924	0,899	0,876	0,885	0,840	0,872	0,936	0,891	0,991	0,946	0,913	0,891	0,962	*****

Figura 8.4.8. Cluster UPGMA construido con las distancias genéticas de Nei (1978) para las 23 poblaciones de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium*, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. acanthocarpum* en las que se resolvieron siete loci. El código de las poblaciones se puede consultar en la tabla 8.3.1.

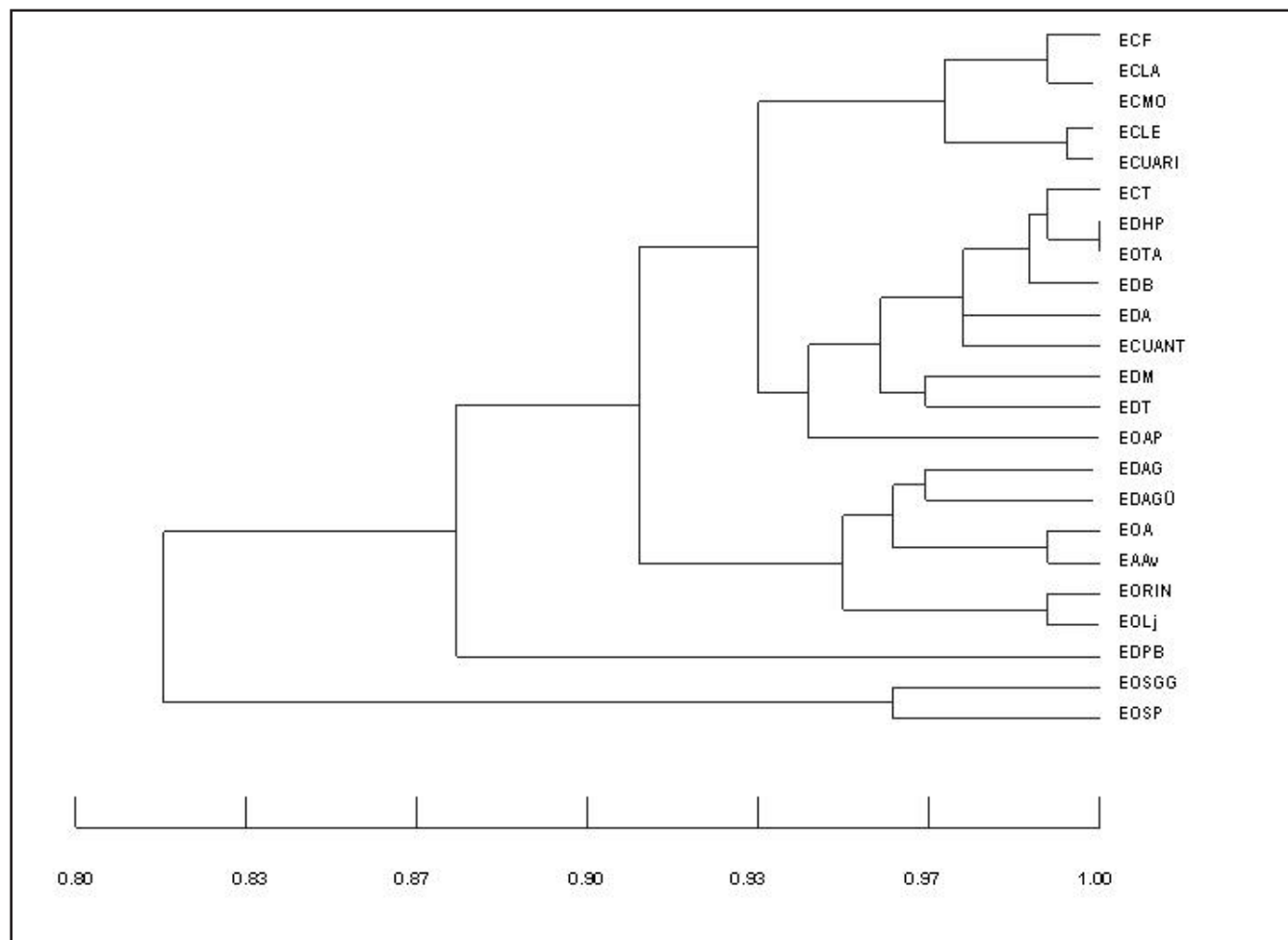


Figura 8.4.9. Cluster UPGMA construido con las distancias genéticas de Nei (1978) para las poblaciones de *E. decaisnei* en las que se resolvieron siete loci. El código de las poblaciones se puede consultar en la tabla 8.3.1.

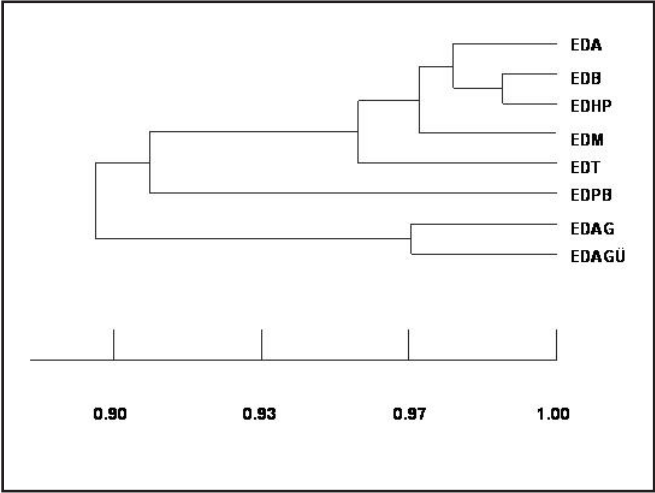


Figura 8.4.10. Cluster UPGMA construido con las distancias genéticas de Nei (1978) para las poblaciones de *E. callithyrsum* en las que se resolvieron siete loci. El código de las poblaciones se puede consultar en la tabla 8.3.1.

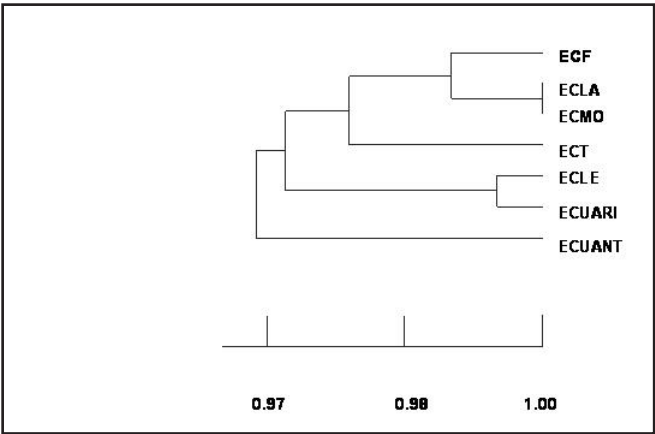
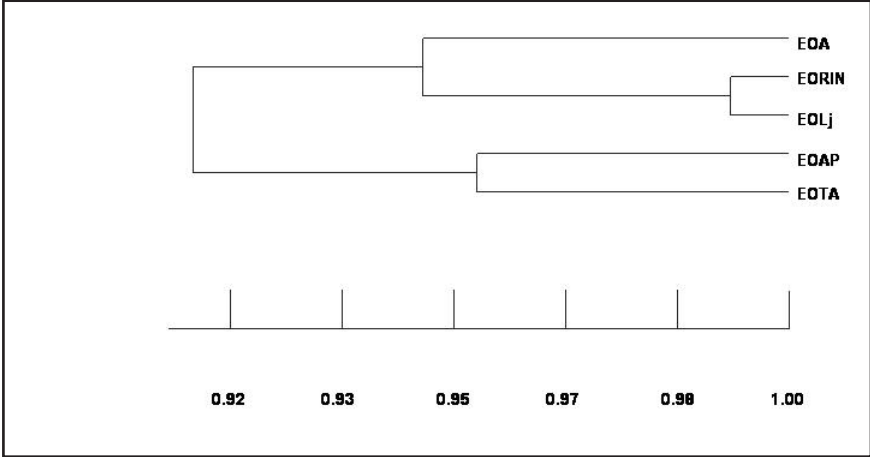


Figura 8.4.11. Cluster UPGMA construido con las distancias genéticas de Nei (1978) para las poblaciones de *E. onosmifolium* en las que se resolvieron siete loci. El código de las poblaciones se puede consultar en la tabla 8.3.1.



Los resultados del cálculo de probabilidades de pérdida (L_e y L_o) para los seis alelos de *E. callithyrsum* que satisficieron las condiciones de rareza expuestas en el apartado material y métodos, se muestran en la tabla 8.4.6. El cociente entre la pendiente de las rectas de regresión correspondientes a $-\log(L_o)$ y $-\log(L_e)$ (figura 8.4.12.) ofrece un valor de representatividad muestral muy bajo, $R= 0,291$. Esto indica que el muestreo aleatorio de una sola de estas poblaciones capturaría como promedio solamente el 29% de los alelos raros detectados. En la mitad de los casos el área preferente de muestreo corresponde a la población de Tenteniguada.

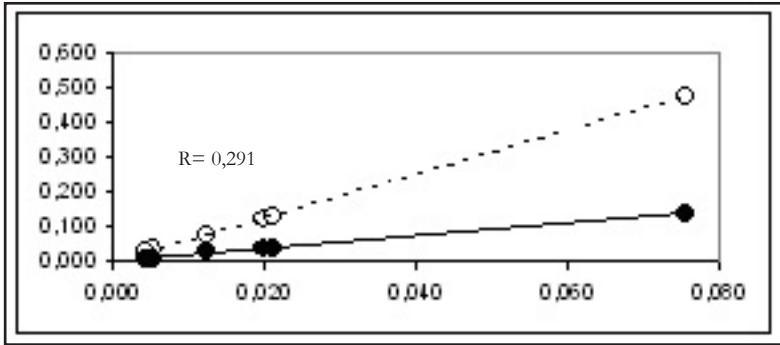
Correlación entre los niveles de diversidad genética y de diversidad de heteromorfismos sexuales y heterocromía floral

En la tabla 8.4.3. se muestran los índices de diversidad de las formas sexuales y la heterocromía floral poblacionales, y en la tabla 8.4.7 del Anexo VII. los resultados de los test de correlación. En *E. callithyrsum* se han encontrado correlaciones significativas entre la diversidad de formas cromáticas y la diversidad genética. En concreto, a nivel poblacional la diversidad de heterocromía floral mantiene una alta correlación significativa con el grado de polimorfismo ($r= 0,948$; $p< 0,014$) y con la heterocigosidad observada ($r= 0,967$; $p< 0,007$). Por su parte, en *E. onosmifolium* se ha encontrado una correlación significativa entre la diversidad de formas sexuales y la heterocigosidad esperada ($r=0,957$; $p< 0,043$). Por el contrario, en *E. decaisnei* no se ha encontrado ninguna correlación significativa. En el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* no se han realizado análisis de correlación pues en el análisis isoenzimático finalmente sólo se han incluido dos de sus poblaciones. Sin embargo, los resultados obtenidos muestran un claro paralelismo entre la diversidad de formas sexuales y la diversidad genética en ambas.

Tabla 8.4.6. Probabilidades de pérdida observadas y esperadas (L_o and L_e) para los seis alelos que satisficieron los criterios de cálculo expuestos en la sección de métodos en *E. callithyrsum*. N: número de subpoblaciones donde el alelo correspondiente fue detectado; P: promedio de frecuencia alélica en las siete zonas muestreadas. El área preferente de muestreo se refiere a la población/ área donde el alelo correspondiente mantiene la frecuencia más alta. Estos cálculos sólo se realizaron en *E. callithyrsum* por ser de las especies amenazadas, la única para la que se disponía de datos moleculares adecuados. Los códigos de la población coinciden con los de la figura 6.2.

Alelo	N	P	L_o	L_e	Área preferente de muestreo
<i>Acp1-c</i>	2	0,02	0,923	0,755	ECT
<i>Acp1-d</i>	1	0,005	0,989	0,926	ECT
<i>Gor1-d</i>	3	0,012	0,928	0,84	ECLE/ ECMO
<i>Pgm1-b</i>	2	0,076	0,73	0,333	ECT
<i>Pgm2-a</i>	2	0,021	0,918	0,743	ECUANT
<i>Pgm3-c</i>	1	0,004	0,991	0,939	ECLA

Figura 8.4.12. Regresión de las probabilidades de pérdida observada (línea continua, círculos negros) y esperada (línea discontinua, círculos blancos) respecto a la frecuencia de los alelos raros (eje x) en los conjuntos de poblaciones correspondientes a *E. callithyrsum*. R se refiere al valor de representatividad para cada uno de estos grupos (ver material y métodos y resultados).



8.5. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN

Diversidad genética y sistemas de cruzamiento

Los indicadores básicos de variabilidad genética (A_i , P , H_o y H_e) de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium*, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. acanthocarpum* tienen una magnitud superior a la de los valores medios que ofrecen HAMRICK & GODT (1989) para plantas endémicas ($A_i = 1.39$, $P = 0.26$, $H_e = 0.063$). Pero si tenemos en cuenta la condición insular de estas especies, hemos de fijarnos más en los valores de H_s (promedio de las heterocigosidades esperadas en todas las poblaciones), ya que es el parámetro que consideran FRANCISCO-ORTEGA *et al.* (2000) en su revisión sobre la diversidad genética de las plantas canarias.

$$\bar{H}_S = \frac{1}{k} \sum_{j=1}^k (H_E)_j$$

Los valores medios de H_s en las especies de *Echium* analizadas ($H_s = 0.191$ en *E. decaisnei*, 0.174 en *E. callithyrsum*, 0.216 en *E. onosmifolium* y 0.183 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*) son superiores a la media de este parámetro en las islas Hawai ($H_s = 0.064$ -DEJOOE & WENDEL, 1992-) y en las de Juan Fernández ($H_s = 0.042$ -CRAWFORD *et al.*, 2001-), e incluso superan a la media de los valores para los táxones canarios publicada por FRANCISCO-ORTEGA *et al.* 2000 ($H_s = 0.137$). No obstante, el bajo número de loci interpretados (sólo siete) aconseja prudencia a la hora de establecer conclusiones sobre la base de estos resultados.

Por lo tanto según este indicador se puede afirmar que, teniendo en cuenta su condición endémica e insular-oceánica, los cinco táxones analizados presentan niveles elevados de variabilidad. Además, parece claro que *Echium* se suma a las ya numerosas evidencias que indican que los niveles de variabilidad gené-

tica poblacional en las plantas canarias son superiores a los detectados en otros archipiélagos oceánicos (MORIKAWA & LEGGETT, 1990; PEDROLA-MONFORT & CAUJAPÉ- CASTELLS, 1994; KIM *et al.*, 1999; FRANCISCO-ORTEGA *et al.*, 2000; BATISTA *et al.*, 2001; VILCHES *et al.*, 2002; FERNÁNDEZ- PALACIOS *et al.*, 2004; OLIVA TEJERA *et al.*, 2004; SÁNCHEZ *et al.*, 2004).

En relación con otros estudios sobre el género, los niveles de diversidad genética estimados en el presente trabajo para *E. acanthocarpum* son muy superiores a los que detectaron en este mismo taxon BATISTA & SOSA (1998; $A_i = 1.25$; $P = 25$; $H_e = 0.075$). Es posible que ello se deba a un error de muestreo, ya que dicho estudio se realizó sobre plántulas germinadas a partir de semillas recogidas sobre un número muy pequeño de individuos adultos. En relación con las especies continentales, los estudios realizados en *E. plantagineum* (BROWN & BURDON, 1983) revelan unos niveles de variabilidad genética ($A_i = 3.0$; $P = 56.52$; $H_o = 0.357$; $H_e = 0.380$) muy altos en el conjunto de las angiospermas (HAMRICK & GODT, 1989), y en general muy superiores a los de los cinco táxones estudiados. A diferencia de los táxones que nos ocupan (ver más adelante) los niveles de alogamia de *E. plantagineum* son muy elevados (BURDON *et al.*, 1988), hecho que podría explicar porqué posee unos mayores niveles de diversidad genética (HAMRICK *et al.*, 1979; LOVELESS & HAMRICK, 1984; HAMRICK & GODT, 1989).

De los táxones en los que se ha estudiado más de una población (es decir, todos menos *E. acanthocarpum*), *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* son, por este orden, los que poseen una mayor riqueza genética (T , A_i , P). Ambos son además los que presentan una distribución más amplia (ver Capítulo 2, apartado 2.4.2.). En los dos casos, pero especialmente en *E. decaisnei*, este hecho determina que las condiciones ecológicas de su hábitat sean muy variables según las poblaciones. Las otras dos especies, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, tienen una distribución mucho más restringida y sus poblaciones un hábitat más homogé-

neo entre sí (ver Capítulo 3, apartado 3.5.). Esto es especialmente cierto en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, especie que además es la que posee la menor riqueza genética de las cuatro. Son muchos los estudios en los que se documenta la existencia de una relación positiva entre la diversidad de condiciones ecológicas del hábitat de una especie y su riqueza genética (HAMRICK, 1982; HAMRICK & GODT, 1989; BARRETT & SHORE, 1989). Por lo tanto debemos considerar que, al menos en parte, las diferencias en los niveles de riqueza genética de estas especies podrían deberse a factores relacionados con la amplitud de su rango geográfico.

Otro de los motivos que podría explicar la menor diversidad genética de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es el pequeño tamaño que tienen la mayoría de sus poblaciones (BARRETT & KOHN, 1991; ELLSTRAND & ELLAM, 1993; FRANKHAM, 1998). Sin embargo, si se comparan los datos de riqueza genética con el número de efectivos en ellas (ver Capítulo 3, apartado 3.4.) se observa que en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* los menores niveles de riqueza genética se encuentran precisamente en la población que contiene más individuos (EOSP) mientras que la otra población estudiada (EOSGG), a pesar de tener un tamaño poblacional unas diez veces menor, es genéticamente más rica. Por lo tanto en esta especie los niveles de riqueza genética poblacional deben estar controlados por otros factores.

En el caso de *E. callithyrsum* se observa un cierto paralelismo entre el tamaño poblacional y el grado de riqueza genética. Por ejemplo, Tenteniguada (ECT), que es la población que recoge al 72% de todos los efectivos de este taxon, es también la más rica, mientras que por el contrario La Lechucilla (ECLE), población que recoge al 0,26% de ellos, es la que posee los menores niveles de riqueza genética. No obstante este paralelismo tamaño poblacional-riqueza genética no se mantiene en todas las poblaciones. Por ejemplo, ECMO cuenta con tan solo el 1% de los efectivos del taxon pero es tras ECT la población con una mayor riqueza genética, por encima incluso de ECUANT y ECF,

poblaciones que respectivamente recogen el 13% y el 11% de todos los individuos. De lo expuesto se deduce que en este taxon el tamaño poblacional puede estar relacionado con los niveles de riqueza genética pero no los explica por sí solo, por lo que al igual que en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* suponemos que también en este caso deben existir otros factores determinantes.

La falta de significación de los test de cuello de botella (tabla 8.4.3.) podrían llevarnos a pensar que los niveles moderado- altos de variación genética encontrados en estos táxones han evolucionado en un contexto de relativa estabilidad demográfica y ecológica, lo que, al menos en el caso de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* sabemos que no es cierto (ver Capítulo 3, apartado 3.5.). En este sentido, es digno de mención el caso de la población EOSGG, ya que los cuatro loci polimórficos analizados mostraron un exceso de heterocigotos tanto bajo el IAM como bajo el SMM, y eso podría estar indicando un cuello de botella reciente (el hecho de que no sea significativo podría deberse a que el número de loci polimórficos incluidos en el análisis era muy bajo).

E. onosmifolium ssp. *spectabile* es de todos los táxones el que presenta los menores niveles de diversidad genética, claramente inferiores a los de su congénere más cercano, *E. onosmifolium*, y por debajo de los encontrados en la única población muestreada de *E. acanthocarpum*, especie considerada como “en peligro crítico” (ver Capítulo 1). Todas las poblaciones de este taxon están sufriendo un proceso de fuerte regresión (ver Capítulo 3, apartado 3.5.2.). Por ello, aunque los datos moleculares no nos permiten aseverar que hallan sufrido cuellos de botella, éste es un extremo que no descartamos. Dentro de un modelo estocástico, las reducciones en los tamaños poblacionales (y, por lo tanto, los cuellos de botella) tienen como primera consecuencia inmediata una pérdida de alelos, principalmente de aquéllos que se encuentran en menor frecuencia (“alelos raros”). En consecuencia, los primeros indicadores que se hacen eco de dicha reducción son los de riqueza genética, que son los más sensibles a estos cambios. Por lo tanto consideramos que uno de los motivos que podrían expli-

car la baja riqueza genética de este taxon es la fuerte regresión (¿cuello de botella?) que están sufriendo sus poblaciones.

Por otro lado, los mayores niveles de diversidad genética (heterocigosidad observada y esperada) corresponden, por este orden, a *E. onosmifolium* y *E. callithyrsum*. *E. decaisnei* presenta unos niveles algo menores, mientras que de nuevo los valores mínimos se registraron en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. La diversidad genética tiene dos componentes: uno cuantitativo, que se refiere a la riqueza alélica, y otro cualitativo, que valora su equidistribución. Por lo tanto, parte de las diferencias en la diversidad genética de estos táxones se puede atribuir a sus diferencias de riqueza genética. Esto podría ser especialmente notorio en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, pues coincide que es el taxon menos rico y diverso. Sin embargo, la riqueza no basta para explicar las diferencias observadas.

Los análisis de correlación entre los índices de diversidad genética y la diversidad poblacional de formas sexuales y cromáticas indican que tanto en *E. callithyrsum* como en *E. onosmifolium* la incidencia de los fenómenos de heterocromía floral y heteromorfismo sexual son factores altamente relacionados con la diversidad genética. En concreto, los resultados de estos análisis indican que en *E. callithyrsum* los niveles de diversidad genética están muy asociados con la diversidad de formas heterocrómicas de sus poblaciones, mientras que en *E. onosmifolium* la diversidad genética de las poblaciones depende en parte de su diversidad de formas sexuales. En el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, no se han realizado análisis de correlación pero se observa un claro paralelismo positivo entre la diversidad de formas sexuales y todos los indicadores de variabilidad genética, y también con el índice de alogamia poblacional. Por el contrario en el caso de *E. decaisnei* no se observa ninguna correlación significativa entre la diversidad de formas sexuales y cromáticas y los índices de riqueza y diversidad genéticas.

Como vimos en el Capítulo 5 (apartados 5.1. y 5.5.) los fenómenos de heteromorfismo sexual y heterocromía floral pueden tener importantes repercusiones sobre el flujo génico poblacional. El índice de consanguinidad (F) de las especies analizadas es siempre positivo. Igualmente, los resultados correspondientes al índice de fijación de Wright (1951) para los loci polimórficos (F_{is}) son también casi siempre positivos. Esto indica que en ambos casos existe un defecto de heterocigotos (se esperan más heterocigotos de los que se observan). Ello puede ser debido a niveles variables de consanguinidad o a la existencia de selección. Dado que no disponemos de evidencias de que la selección esté actuando y, además, en ningún caso los tests de neutralidad de Ewens-Watterson (tabla 8.4.4.) fueron significativos para los loci variables incluidos, lo más probable es que haya cierta consanguinidad en las poblaciones.

Existen tres caminos por los que puede producirse cruzamientos consanguíneos: autogamia, geitonogamia y el apareamiento entre parientes. En el caso de los táxones que nos ocupan, los tres son posibles. Hemos comprobado cómo a pesar de tener una naturaleza protándrica, ésta no es estricta y por lo tanto puede producirse autogamia (Capítulo 5, apartado 5.5.). Por otro lado, sus enormes despliegues florales y la gran cantidad de ofertas florales de que disponen, probablemente favorecen que una buena parte de sus cruzamientos tengan naturaleza geitonógama (Capítulo 5, apartado 5.5. y Capítulo 6, apartado 6.5.2.2.). Finalmente, el hecho de que el mecanismo principal de dispersión de los frutos sea la barocoria (Capítulo 4, apartado 4.5.7.) probablemente facilita los cruzamientos endógamos biparentales (entre hermanos). Por lo tanto, es de prever que exista una alta incidencia de la auto-fecundación en estos táxones.

Efectivamente, los valores correspondientes a la tasa de alogamia (t) son en general bajos (tabla 8.4.3.), indicando un predominio de la auto-fecundación con respecto a la reproducción cruzada. Comparados con otras especies del género, estas tasas de alogamia son muy inferiores a las registradas en *E. plantagineum* (t : $0,81 \pm 0,10$ - $1,15 \pm 0,12$, BURDON *et al*, 1988). Inversamente, los niveles de

endogamia encontrados en las cinco especies estudiadas son mucho mayores que los descritos en *E. plantagineum* ($F = 0,08$ -BROWN & BURDON, 1983-; $F = (-0,22) - (+0,22)$ -BURDON *et al.*, 1988-; $Fis: 0,04 - 0,1$ -BURDON *et al.*, 1983-). Ello sería explicable porque en este taxon los individuos poseen un menor despliegue floral y, según BURDON *et al.* (1988), su forma de crecimiento poblacional hace que con frecuencia las inflorescencias de distintos individuos se encuentren espacialmente entremezcladas, lo que favorece los movimientos de los polinizadores entre ellos y, por lo tanto, los cruzamientos de carácter xenógamo.

A lo largo del Capítulo 5 (ver apartado 5.5.) hemos analizado las desventajas reproductivas que conlleva en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la autofecundación. Por ello, y dado que sus niveles de alogamia son más bien bajos, en estos táxones puede resultar especialmente beneficioso la existencia de mecanismos promotores de alogamia a nivel poblacional como pueden ser la existencia de heteromorfismos sexuales y/o heterocromía floral (ver más arriba). En el caso del heteromorfismo sexual, su incidencia sobre la tasa de auto/alogamia poblacional es directa puesto que aunque existen individuos intermedios y ginomonóicos, en su gran mayoría los individuos que no son hermafroditas son femeninos (ver Capítulo 5, apartado 5.5.) y, por lo tanto, xenógamos obligados. Las consecuencias de la heterocromía floral sobre la tasa de auto/alogamia no son tan evidentes, y se requerirían estudios específicos sobre el comportamiento de los polinizadores para poder determinarlas.

En el Capítulo 6 (apartado 6.5.2.7.) examinamos comparativamente el éxito reproductivo de los individuos hermafroditas y femeninos, llegando a la conclusión de que no existen diferencias significativas entre ambos. Este resultado puede parecer sorprendente por dos motivos: 1. porque al ser xenógamos obligados, los individuos femeninos no sufren las desventajas de la auto-fecundación (ver Capítulo 5, apartado 5.5.); y 2. porque al desarrollar flores de menor

tamaño que las de los individuos hermafroditas, su esfuerzo reproductivo por flor es menor y, por lo tanto, tienen más recursos para dedicar a otras funciones (ver Capítulo 7, apartado 7.5.5.). El papel que desempeñan los individuos femeninos como promotores de alogamia a nivel poblacional, unido a la baja tasa de alogamia detectada en las poblaciones y a las desventajas de la autofecundación en estos táxones, podría justificar su persistencia y despejar dicha incógnita.

¿Por qué sin embargo sólo se observa una correlación significativa entre la diversidad genética y la de formas sexuales en las dos subespecies de *E. onosmifolium*? Son varias las posibles respuestas a esta pregunta. En primer lugar debemos recordar que el número de casos con el que se realizaron los análisis de correlación era muy bajo, lo que de por sí dificulta la detección de correlaciones significativas aunque éstas existan. En segundo lugar, son varias las pruebas acumuladas a lo largo de los capítulos precedentes que señalan el carácter menos alógamo de *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* con respecto a *E. decaisnei* y, dentro de su misma sección, con respecto a *E. callithyrsum* (ver Capítulo 4, apartado 4.5.4.; Capítulo 5, apartado 5.5.; y Capítulo 7, apartados 7.5.1. y 7.5.2.). Sin embargo al menos en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* hemos demostrado que las consecuencias de los auto-cruzamientos son tanto o más desventajosas que en ellos (Capítulo 5, apartado 5.5.). Cabe por lo tanto preguntarse si el alto grado de diversidad de formas sexuales (principalmente femeninas) encontrado en las poblaciones naturales de las dos subespecies de *E. onosmifolium* (0,40 en *E. onosmifolium* y 0,43 en la subespecie *spectabile*, frente a 0,25 en *E. decaisnei* y a 0,27 en *E. callithyrsum*) no podría funcionar como un mecanismo compensatorio para reducir los mayores niveles de auto-cruzamientos que probablemente experimentan los individuos hermafroditas en ambos táxones.

En el caso de *E. callithyrsum*, la estrecha relación que existe a nivel poblacional entre la diversidad de formas cromáticas y la diversidad genética podría

explicar el porqué de la persistencia y la alta diversidad de estas formas en sus poblaciones naturales (el promedio de diversidad poblacional para este carácter es del 40% cuando el calculado para *E. onosmifolium*, taxon que tras *E. callithyrsum* es en el que se ha registrado una mayor incidencia de formas heterocrómicas, es del 9%).

Por su parte, de todos los táxones analizados *E. decaisnei* es el que posee unas características florales que podrían considerarse como más alógamas ver Capítulo 4, apartado 4.5.4.; Capítulo 5, apartado 5.5.; y Capítulo 7, apartado 7.5.1.). Quizá por ello, tiene una menor necesidad de otro tipo de mecanismos promotores de la alogamia a nivel poblacional. Esto explicaría el porqué de la menor incidencia que tienen los fenómenos de heteromorfismo sexual y heterocromía floral en sus poblaciones naturales, con respecto a la observada en *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. De cualquier manera debemos señalar que el grado de auto- alogamia depende de diversos factores, algunos de los cuales son intrínsecos a la propia naturaleza de las plantas, mientras que muchos otros dependen de variables poblacionales como la densidad de su distribución, la composición y fenología de la comunidad vegetal, la disponibilidad de los polinizadores, etc... (ver Capítulo 5, apartado 5.1.). Ello explica que la tasa de alogamia sea un parámetro caracterizado por presentar unos rangos de variabilidad interpoblacional muy elevados, como así se refleja en nuestros resultados (BARRETT, 2003 y referencias en él).

Desde el punto de vista de la conservación de las especies, la consanguinidad es un problema que requiere especial atención dado que tanto en *E. callithyrsum* como en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la auto-fecundación conlleva una importante disminución de su potencial reproductivo (ver Capítulo 5, apartado 5.5.). Aunque actualmente la fertilidad no parece ser uno de los principales factores de amenaza para estos endemismos (Capítulo 6, apartado 6.5.3.), un aumento del grado de consanguineidad puede tener consecuencias muy perjudiciales, especialmente en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Debido al pequeño tamaño de las poblaciones de estos táxones y en paralelo al proceso de disminución continua que están sufriendo todas ellas (Capítulo 3, apartado 3.5.), probablemente se esté produciendo una pérdida de riqueza genética y un incremento progresivo de su grado de consanguineidad por el cruce entre parientes. Por lo tanto, con el tiempo es de prever que se produzca una reducción continua de diversidad genética y de la fertilidad en dichas poblaciones. De hecho, probablemente éste es un proceso que ha comenzado ya, sólo que no disponemos de datos previos con respecto a los cuales poder evaluar su intensidad. Pero además es posible que estos procesos estén acompañados de, llamémosle así, efectos secundarios no tan previsibles. Nos referimos en concreto a los elevados índices de incidencia de individuos femeninos en la mayoría de las poblaciones de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

En dos de las tres poblaciones en las que se evaluó la incidencia de formas sexuales en este taxon, se descubrió que los individuos femeninos suponen la gran mayoría del total de sus efectivos (EOSC, 91% y EOSGG, 67%; Capítulo 5, apartado 5.4.3.1.). En ambas poblaciones el número total de efectivos no supera los 250 (Capítulo 3, apartado 3.4.2.). Por el contrario, en la tercera de estas poblaciones (EOSP, cuyo número de efectivos es de casi un millar), la frecuencia de individuos hermafroditas es del 80% (Capítulo 5, apartado 5.4.3.1.). A la vista de estos datos y teniendo en cuenta las consideraciones que hemos realizado antes, nos preguntamos si la gran incidencia de individuos femeninos presentes en las pequeñas poblaciones de este taxon no podría ser consecuencia de algún tipo de selección para compensar a nivel poblacional el incremento de la endogamia asociado con su pequeño tamaño poblacional. El problema aparece cuando el nivel de ginodioecia alcanza un límite tan alto que pueda poner en peligro la propia supervivencia de la población, como por ejemplo sucede en la población de El Cedro (ver Capítulo 5, apartado 5.5.).

En cuanto a si el tiempo desde el origen ha jugado un papel en los niveles observados de variación genética, hay que ser prudente. Aunque la filogenia de

Echium publicada por BÖHLE *et al.* (1996) no tiene mucha resolución para los táxones canarios, es la única publicada hasta la fecha. Según ella la colonización de Canarias podría ser reciente y sólo se habría producido una invasión inicial de las islas desde el continente (no obstante, ver SILVERTOWN, 2004; y también SAUNDERS & GIBSON, 2005.). De esta invasión habría surgido una población fundadora en las islas Canarias, a partir de la cual habrían sido colonizadas el resto de las islas de éste y de los restantes archipiélagos macaronésicos. Por otro lado, los resultados de dicho estudio muestran un grado muy bajo de divergencia genética entre las especies insulares lo que, junto con su destacada diversidad morfológica, se considera como una evidencia de que actualmente se encuentran en un proceso activo de diversificación.

De acuerdo con las conclusiones de este trabajo (en el que no se incluyen *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* ni *E. acanthocarpum*), *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* pertenecerían a un mismo clado relativamente primitivo del grupo Macaronésico de *Echium*. Dentro de dicho clado, *E. decaisnei* sería a su vez el taxon más antiguo y *E. callithyrsum* el más reciente. Este resultado podría indicar que quizá los niveles de diversidad isoenzimática que hemos encontrado en nuestro estudio mantengan algún tipo de correlación con las relaciones filogenéticas entre táxones. No obstante, tanto el pequeño número de táxones estudiados como el bajo número de loci analizado por taxon hacen que no sea posible establecer conclusiones en este sentido. Por otro lado, dicha relación no tiene necesariamente porqué existir. De hecho hay estudios previos en otros endemismos macaronésicos en los que no se han encontrado evidencias de asociación entre los niveles de variación isoenzimática de las especies y su posición filogenética (FRANCISCO- ORTEGA *et al.*, 2001).

E. acanthocarpum

Con respecto a los niveles de variabilidad genética observados en *E. acanthocarpum* cabe destacar que a pesar de su estado crítico de amenaza, en comparación con los del resto de endemismos estudiados, y en concreto con los de su vicariante *E. callithyrsum* (que, recordemos, está considerado como “vulnerable” -ver Capítulo 3, apartados 3.1. y 3.5.1.-), la única población estudiada presenta unos niveles de variabilidad genética bastante altos y un coeficiente de endogamia más bien bajo. Es más, si se comparan los niveles de variabilidad genética encontrados en la población de *E. acanthocarpum* con los de las poblaciones de *E. callithyrsum* que tienen un número de individuos similar (N=300, MARRE-RO *et al.*, 2004), es decir, ECLA (N= 400), ECUARI (N= 250) y ECLE (N= 200), se comprueba que en éstas últimas son en general mucho menores. Por lo tanto, no parece que los factores genéticos se encuentren entre los principales factores de amenaza actual de este endemismo.

Con respecto a su tasa de alogamia cabe destacar que ésta es algo mayor que el promedio encontrado en su vicariante *E. callithyrsum*. Aunque desconocemos muchos aspectos de la biología reproductiva de *E. acanthocarpum*, las similitudes morfológicas que mantiene con el resto de endemismos estudiados de la sección *Virescentia* nos permiten suponer que posiblemente también comparte con ellos muchas de sus características reproductivas. En este sentido, suponemos que probablemente el predominio de la auto-fecundación que se deduce de su tasa de alogamia se deba a las mismas causas que hemos discutido anteriormente para *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Desconocemos sin embargo si en *E. acanthocarpum* también existen fenómenos de heteromorfismo sexual y/o heterocromía floral que pudieran determinar sus tasas de alogamia poblacionales.

Estructura genética poblacional

Los valores medios de G_{st} y F_{st} miden la proporción de variación genética total que es atribuible a la diferenciación entre poblaciones. En general los táxones de *Echium* analizados exhiben valores moderados para estos indicadores, lo que significa que existe poca diferenciación genética entre poblaciones. Es decir, se trata de poblaciones bastante homogéneas entre sí, en las que mayoría de la variabilidad total se explica por la que existe dentro de cada una de ellas.

Estos resultados son muy inferiores a la media que ofrecen FRANCISCO-ORTEGA *et al.* (2000) para los táxones endémicos de las Islas Canarias (G_{st} = 28,06%), e indica la existencia de ciertos niveles de flujo génico interpoblacional.

A partir de la ecuación propuesta por WRIGHT (1931) para el cálculo de F_{st} :

$$F_{ST} = \frac{1}{1 + 4Nm}$$

se puede despejar Nm , tal que:

$$Nm = (1 - F_{st}) / 4F_{st}$$

Sustituyendo F_{st} por los valores medios correspondientes que aparecen en la tabla 8.4.4., se obtiene un promedio de migrantes por generación (Nm) de: 0,861 en *E. decaisnei*; 1,783 en *E. callithyrsum*; 1,000 en *E. onosmifolium*; y 1,486 en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Aunque el valor de Nm nos da una estimación cuantitativa, su utilidad es más bien comparativa ya que con frecuencia las asunciones del modelo de islas en que se basa (especialmente la inexistencia de selección, la ausencia de mutación y la igual contribución de todas las poblaciones al pool de migrantes) son transgredidas por las poblaciones naturales. Por ello, la utilidad de este paráme-

tro para estimar el flujo génico inter-poblacional ha sido criticada duramente por WHITLOCK & MCCAULAY (1999). No obstante, según SLATKIN (1985, 1987) la estimación de Nm es ventajosa porque nos da una idea de la fuerza relativa del flujo génico y la deriva genética, de manera que (en las simulaciones llevadas a cabo por este autor), la deriva resultará en diferenciación genética local si $Nm < 1$, pero no si $Nm > 1$.

En estos cuatro táxones, los valores tabulados de Nm entre pares de poblaciones se sitúan entorno a uno (en la mayoría de los casos con valores entre 0,85 y 0,95). No obstante, los valores de distancia genética entre poblaciones de un mismo taxon son bajos o muy bajos, lo cual indica una considerable cohesión genética, que también se evidencia cuando examinamos la tabla de frecuencias en busca de alelos exclusivos de una sola población (esto es, el alelo más frecuente es el mismo en todas las poblaciones de un mismo taxon y suele haber muy pocos alelos exclusivos de una sola población, así: *E. decaisnei* presenta alelos exclusivos solamente en la población EDPB -alelo *Got-1d*-; *E. callithyrsum* sólo en las poblaciones ECT -alelo *Acp-1d*- y ECLA -*Pgm-3c*-; *E. onosmifolium* no presenta ningún alelo exclusivo de una población; y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* presenta dos, ambos en la población EOSG - *Pgm-1c* y *Pgm-3a*-).

Considerando globalmente estos datos parece que en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, la acción unificadora del flujo génico entre poblaciones estaría prevaleciendo sobre la acción diferenciadora de la deriva o la selección (en caso de que la hubiera). Aunque, como hemos comentado anteriormente, en estos táxones la dispersión de las semillas es fundamentalmente barócora (gravitacional) es probable que al menos un pequeño porcentaje de las mismas consiga dispersarse de manera anemócora o exozoócora, a media y/o larga distancia (ver Capítulo 4, apartado 4.5.7.). Posiblemente esta pequeña proporción de semillas sea en buena parte la responsable de los niveles de flujo génico detectados, especialmente en el caso de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, en los que la elevada fragmentación de sus pobla-

ciones y la existencia de importantes barreras orográficas (Capítulo 3, figuras 3.4.4. y 3.4.6), hacen poco probable que entre ellas pueda existir flujo polínico. En el caso de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* la proximidad geográfica de muchas de sus poblaciones, hace que sea probable la existencia, además, de un intercambio genético vía polen.

No obstante, debido precisamente a la mayor cercanía de las poblaciones de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* sería de esperar unos mayores niveles de N_m que en el caso de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, justo lo contrario de lo que sucede. No disponemos de datos suficientes para poder explicar este fenómeno que, no obstante, puede ser el reflejo de procesos que tuvieron lugar en el pasado (SLATKIN, 1985), en algún momento en el que quizá las poblaciones de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* tuvieran una distribución más amplia y continua (ver Capítulo 3, apartado 3.5.).

Implicaciones sistemáticas

La diferenciación genética medida por la distancia de Nei (1978) (D) en los siete loci analizados parece sustentar la separación de *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, ya que las distancias entre poblaciones de estos dos táxones son generalmente mayores que entre cualquier par de poblaciones de uno solo de ellos y en ocasiones incluso superiores a las existentes, por ejemplo, entre *E. callithyrsum* y *E. decaisnei* (mientras que la distancia máxima entre *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es igual a 0,377 -EOAP/ EOSP- y la mínima de 0,046 -EORIN/ EOSG-, entre *E. decaisnei* y *E. callithyrsum* estos valores oscilan entre 0,213 -ECLE/ EDPB- y 0,12 -EDHP/ ECT- tabla 8.4.5.).

Los resultados de los diferentes clusters coinciden con los de algunos estudios previos realizados en otros endemismos canarios, en los que tampoco se

han encontrado correlaciones entre la variación isoenzimática y la ecología o la geografía de las poblaciones de una misma isla, lo que sugiere que los patrones de diversidad isoenzimática intra-insular corresponden más bien a un mosaico complejo de variantes ecogeográficas (FRANCISCO- ORTEGA *et al.*, 2000).

Implicaciones en la conservación de los táxones amenazados

Estrategias de conservación in situ

El conocimiento de la diversidad genética y la manera en que ésta se estructura en las poblaciones naturales de los táxones es fundamental para poder adoptar estrategias adecuadas de conservación (HAMRICK *et al.*, 1991; ELLSTRAND & ELLAM, 1993; HAMRICK & GODT, 1996; SOSA *et al.*, 2002). En el caso de los táxones que nos ocupan se observan unos niveles de variación genética altos y unos valores de diferenciación genética interpoblacional moderados lo que, según hemos explicado, indica que se trata de poblaciones bastante homogéneas, en las que mayoría de la variabilidad total se explica por la existente dentro de cada una y, por lo tanto, en las que la acción del flujo genético prevalece sobre la de los procesos de deriva y la selección.

En el caso de los endemismos amenazados (*E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. acanthocarpum*) el reducido tamaño de la mayoría de sus poblaciones no parece afectar de momento a sus niveles de diversidad genética. Sin embargo, es preciso ser prudentes a la hora de interpretar estos resultados, pues cabe la posibilidad de que aún no hayan pasado las generaciones necesarias para poder detectar los efectos perjudiciales que pueden tener este tipo de procesos sobre la diversidad genética. Es más, como hemos explicado anteriormente, en nuestra opinión el pequeño tamaño de la mayoría de las poblaciones de estos táxones, unido los procesos de disminución continua que están sufriendo,

hacen que sea muy probable que se esté produciendo en ellas una pérdida de su riqueza genética y un incremento de los cruces endógamos. Por lo tanto, si siguen así las cosas es de prever que a medio- largo plazo en dichas poblaciones se produzca una reducción de la diversidad genética y de su fertilidad. Otra de las consecuencias previsibles de los procesos de fragmentación y disminución continua de estas poblaciones es que se produzca una disminución progresiva del flujo génico entre ellas, con la consiguiente estructuración genética que ello conllevaría. En el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* debemos subrayar de nuevo lo crítico de esta situación, pues a los problemas derivados del pequeño tamaño poblacional que acabamos de comentar, hay que sumar los altos índices de ginodioecia que en este taxon parecen asociarse a las poblaciones con un menor número de efectivos y que actualmente pueden estar comprometiendo su supervivencia a corto plazo.

Por lo tanto, desde el punto de vista del mantenimiento de los niveles actuales de diversidad genética es recomendable frenar cuanto antes los procesos de fragmentación y disminución continua que sufren las poblaciones de estos táxones. Pero si más allá de las evidencias moleculares tenemos en cuenta las procedentes de los estudios censales (ver Capítulo 3, apartado 3.5.), entonces no resulta “recomendable” sino de “imperiosa necesidad” poner fin urgentemente a estos procesos, y en este sentido nos remitimos a lo expuesto en el Capítulo 3 (apartados 3.5. y 3.6.).

Estrategias de conservación ex situ

Puesto que los alelos más comunes se capturan casi sin querer, cualquier estrategia de muestreo genético debería procurar incluir el máximo número de alelos raros. A efectos de conservación, los alelos raros son productos evolutivos únicos que podrían conferir propiedades ventajosas a la población que los

posee frente a eventuales cambios ambientales (SCHONEWALD-COX *et al.* 1983; RICHTER *et al.* 1994, BENGTSSON *et al.*, 1995). Por lo tanto, los diseños de recolección orientados al muestreo de alelos raros ofrecen una herramienta adecuada para reforzar las poblaciones en declive o ayudar a la supervivencia de las plantas reintroducidas (VILCHES *et al.* 2002; CAUJAPÉ-CASTELLS, 2004; CAUJAPÉ-CASTELLS & PEDROLA MONFORT, 2004).

HAMRICK (1983) recomienda que la consistencia ideal para conservación se consigue cuando al menos el 99% de la variación genética se preserva en bancos de semillas. La estimación del número de poblaciones a muestrear (n) para representar una proporción P de la variación genética detectada viene dada por la relación (HAMRICK *et al.* 1991).

$$P = 1 - G_{ST}^n$$

Esta fórmula mostró su robustez frente a diferentes métodos de cálculo de G_{ST} en las simulaciones llevadas a cabo por CULLEY *et al.* (2002).

Aplicando este sencillo cálculo a los táxones con más de dos poblaciones estudiadas resulta que bastaría con muestrear intensivamente tres poblaciones de *E. decaisnei* ($n= 3$), tres de *E. callithyrsum* ($n= 2,1$), tres de *E. onosmifolium* ($n= 2,8$), y tres poblaciones de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* ($n= 2,3$), para representar el 99% de la variación isoenzimática detectada en estos endemismos.

En recientes investigaciones moleculares se ha demostrado que la noción de probabilidad de pérdida (según BENGTSSON *et al.*, 1995) es orientativa para saber qué poblaciones muestrear (CAUJAPÉ-CASTELLS & PEDROLA-MONFORT 2004). El cálculo de las probabilidades de pérdida para los seis alelos que satisficieron en *E. callithyrsum* las condiciones rareza establecidas en el apartado de material y métodos (tabla 8.4.6.), arrojó un valor de representatividad $R= 0,291$. Este resultado significa que el muestreo aleatorio de una pobla-

ción capturaría como promedio aproximadamente el 29% de los alelos raros detectados.

Puesto que la mayoría de estos alelos están contenidos en la población ECT (ver tabla 8.4.2.), si basáramos la preservación de variabilidad genética de *E. callithyrsus* en estos datos moleculares, habríamos de priorizar esta población para el muestreo de germoplasma. El criterio para seleccionar la segunda población podría ser seleccionar la que tuviera mayor número de alelos entre las otras que aparecen en la tabla de la probabilidad de pérdida (ECLE, ECMO, ECUANT o ECLA –tabla 8.4.6.-), en este caso la siguiente población a elegir sería ECMO (14 alelos), seguida por ECUANT y ECLA (ambas con 12 alelos) y, finalmente, ECLE (11 alelos).

Aunque el resto de los táxones no reunían las condiciones necesarias para llevar a cabo los cálculos de probabilidad de pérdida, si atendemos a sus niveles de variabilidad genética, las poblaciones que consideramos que deberían ser muestreadas son, por este orden:

- *E. decaisnei*: EDM, EDPB y EDT
- *E. onosmifolium*: EOTA, EORIN y EOA
- *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*: EOSGG, EOSP. Dado que carecemos de datos moleculares para el resto de las poblaciones, si tuviéramos que elegir una tercera población, tanto por su importancia numérica en el conjunto del taxon como porque representa el otro extremo de su distribución, ésta población sería EOSC.

A lo largo del presente trabajo, excepto las poblaciones EDM y EDPB toda las demás ya han sido muestreadas intensivamente, y las muestras obtenidas depositadas en el Banco de Germoplasma del Jardín Botánico Viera y Clavijo (ver Capítulo 2, apartado 2.3.).

8.6. CONCLUSIONES

* Teniendo en cuenta su condición de endemismos insulares, los niveles de variabilidad genética poblacional encontrados en *E. decaisnei*, *E. callithyrsus*, *E. onosmifolium*, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. acanthocarpum* se pueden considerar elevados. Ello se suma al número creciente de evidencias de que los niveles de variabilidad genética poblacional en las plantas canarias son superiores a los detectados en otros archipiélagos oceánicos.

* Los niveles de riqueza genética de estos táxones podrían estar relacionados con la amplitud de su rango geográficos y en algunos casos con el tamaño poblacional. Sin embargo, la diversidad de formas heterocrómicas en *E. callithyrsus* y de heteromorfismos sexuales en las dos subespecies de *E. onosmifolium* parecen ser factores determinantes de los niveles de diversidad genética en las poblaciones naturales de estos táxones. Se considera que la existencia de heteromorfismos sexuales podría actuar como mecanismo promotor de la alogamia a nivel poblacional, lo que explicaría su persistencia en las poblaciones naturales.

* En los cinco táxones las poblaciones analizadas muestran un cierto grado de consanguinidad y un defecto de heterocigotos. Además, la tasa de alogamia es en general baja, por lo que se considera que existe un predominio general de la auto-fecundación con respecto a la reproducción cruzada.

* Las poblaciones naturales de *E. decaisnei*, *E. callithyrsus*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* presentan una escasa diferenciación genética entre sí y una distancia genética baja o muy baja dentro de cada taxon. Todo ello indica que las poblaciones naturales de cada uno de estos táxones mantienen una elevada cohesión genética. Por lo tanto, se considera que en todos ellos la acción unificadora del flujo génico prevalece sobre la acción diferenciadora de la deriva o la selección (si la hubiera).

* La diferenciación genética parece sustentar la separación taxonómica entre *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. No obstante, los patrones de diversidad isoenzimática encontrados en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, en general parecen responder más que a sus relaciones filogenéticas, a un mosaico complejo de variantes ecogeográficas del entorno insular.

* Con respecto a la conservación de los táxones amenazados, destacan los siguientes aspectos:

- Los niveles de variabilidad genética encontrados en *E. acanthocarpum* son muy superiores a los descritos en estudios previos, así como a los registrados en especies afines con un menor grado de amenaza. No se han encontrado evidencias de que en la actualidad su estado de amenaza esté determinado por factores genéticos.
- En el caso de *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* tampoco se han encontrado evidencias de que los factores genéticos supongan actualmente un riesgo para su supervivencia. No obstante, la diversidad genética observada en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es la menor de todos los táxones estudiados y se han encontrado indicios de que al menos una de sus poblaciones podría estar pasando o haber pasado recientemente por un cuello de botella.
- A pesar de ello, si continúan los procesos de disminución continua de los tamaños poblacionales de estos táxones es previsible que a corto o medio plazo se produzca una reducción de su diversidad genética y de la fecundidad de los individuos en sus poblaciones naturales.
- Con el fin de tener en el banco de germoplasma una muestra que represente el 99% de la variabilidad genética detectada, se propone el mues-

treo intensivo de las siguientes poblaciones como estrategia de conservación

Conclusiones generales

Capítulo 9

A Juan Malo

con todo mi cariño

Gracias

A continuación se expondrán las principales conclusiones de este trabajo.

* Corología

Se ha actualizado y completado la corología en Gran Canaria de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las principales novedades que aporta nuestro trabajo son las siguientes:

- *E. decaisnei*. Se ha ampliado el área de distribución de este taxon, comprobando que su presencia es prácticamente ubicua en toda la isla.
- *E. onosmifolium*. Se ha precisado su corología actual, descartando las citas correspondientes a las Montañas de Amagro y El Cedro- Horgazales, y restringiendo su área de distribución a la región Paleocanaria, entre los 400 y los 1.950 m.s.m.
- *E. callithyrsum*. Del conjunto de citas previas de las que se tiene certeza de la presencia de este taxon en el pasado y/o se cree que ésta fue posible, sólo en el 53% de los casos se ha podido confirmar su presencia actual. Aunque únicamente se ha comprobado la extinción de esta especie en una localidad, tanto por los resultados negativos de nuestros muestreos como por el alto grado de alteración del medio ambiente que sufren la mayoría de las localidades correspondientes a las citas restantes, se considera probable que si actualmente dichos núcleos no están extintos, posiblemente no sobrevivan en ellos más allá de un número muy pequeño de individuos.
- *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Se ha confirmado la presencia de esta especie en las cuatro citas previas existentes, y se han encontrado dos nuevas localidades (*Montaña de El Cedro* y *Degollada de Aguas Sabinas*).

* Fenología estacional

El ciclo vital de los cuatro táxones coincide en sus períodos estacionales: parada vegetativa durante el estío; crecimiento vegetativo al final del mismo, al comienzo de las primeras lluvias; floración durante los meses de invierno y principios de primavera; fructificación y dispersión de las semillas durante la primavera y los primeros meses del verano. Sin embargo, se han encontrado tres diferencias fundamentales que distinguen a *E. decaisnei* de los tres táxones de *Virescentia*:

- 1- Su floración más temprana (entre dos y tres meses antes que la de los táxones de *Virescentia*)
- 2- El hecho de que mientras que en esta especie se produce como mínimo una segunda floración de carácter general, e incluso a veces hasta una tercera y una cuarta de intensidad menor, en los táxones de *Virescentia* sólo tiene lugar una segunda floración, que no suele afectar sino de manera puntual a algunos individuos de cada población.
- 3- Mientras que en *E. decaisnei* las floraciones secundarias consisten en el desarrollo de nuevas inflorescencias, en los táxones de *Virescentia* la segunda floración consiste en la floración tardía de las ramas basales de las inflorescencias florecidas durante la primera floración.

* Morfología

- Se subraya la importancia que en estos táxones tiene la disposición de los componentes del androceo en relación a los de la corola, pues ello determina la organización espacial de la estructura floral. Dicha organización se basa en la existencia de un *estrechamiento* en la base del tubo de la coro-

la, que determina la división interna de ésta en dos compartimentos: una *cámara interior* en la zona proximal y un *recibidor* en la mitad distal. En este sentido cabe destacar que entre *E. decaisnei* y los tres táxones estudiados de la sección *Virescentia* existen importantes diferencias en la estructura del *estrechamiento*, que afectan a la arquitectura general de la flor y probablemente también a sus sistemas de polinización. Se considera además que estas diferencias podrían tener valor diagnóstico a nivel de sección.

- Cada taxon se caracteriza por un patrón de cromatismo floral propio, que se define en virtud de tres componentes: 1. el tipo de color presente en los distintos órganos florales; 2. la manera en la que dicho color se distribuye sobre ellos; y 3. el modo en el que cambia a lo largo del desarrollo de la flor (heterocromía fenológica). Este patrón coincide con las regiones que se definen en la flor cuando, sobre la base de su desarrollo ontogénico, se la considera como una forma conjunta de organización de los pétalos y los estambres. Concretamente, es en la *región superior* de la corola o *apostapétala* donde aparece la mayor diversidad de colores. Estos se distribuyen según una serie de patrones que son característicos para cada taxon y que pueden varían entre individuos, pero generalmente no dentro de ellos. En relación con ello, se han definido seis tipos diferentes de distribución del color. En el grupo de táxones estudiados, el color de esta región de la corola puede ser blanco o abarcar toda una gama desde el rosa hasta el azul genciana, incluyendo un conjunto intermedio de fucsias, lilas y diversos azules.

Con respecto a la heterocromía fenológica, cabe destacar tres aspectos:

- 1- Sólo se produce de manera sistemática (es decir, de la misma manera en todas las flores de la inmensa mayoría de los individuos) en *E. decaisnei*. En *E. callithyrsus* estos cambios suceden regularmente pero siguiendo una pauta muy variable según los individuos, mientras que

en las dos subespecies de *E. onosmifolium* dichos cambios suceden sólo en algunos individuos.

2- Se trata de cambios unidireccionales.

3- Con respecto a la dirección de estos cambios, existe una diferencia entre *E. decaisnei* y las tres especies de la sección *Virescentia*: mientras que en la primera los cambios de color en la región apostapétala de la flor siempre suceden desde el azul hacia el rosa, dichos cambios siempre tienen un sentido contrario en las segundas (es decir, del rosa hacia el azul).

- El estudio morfológico de los caracteres de la flor, inflorescencia y hoja confirma la existencia de un conjunto de diferencias por las cuales es posible distinguir entre sí a *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Las diferencias entre *E. decaisnei* y cualquiera de los táxones de *Virescentia* son evidentes con respecto a prácticamente todos los caracteres reproductivos examinados. En función de dichos caracteres, dentro del grupo de *Virescentia* se observa la existencia de una serie de clinas de variación entre *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, que analizadas en conjunto permiten distinguir a los tres táxones entre sí. En concreto, destacamos por su valor diagnóstico los siguientes caracteres:

1. Caracteres diagnósticos que distinguen a *E. decaisnei* de los tres táxones de *Virescentia*:

En la flor

- Las flores tienen un mayor tamaño
- La longitud del tubo de la corola decrece significativamente desde el pétalo 3 hacia los pétalos 1 y 5, mientras que en el grupo de

Virescentia se observa el patrón inverso. Estas diferencias se traducen en que en la flor de *E. decaisnei* el lado adaxial del tubo de la corola está más prolongado que el abaxial, mientras que en la de *Virescentia* la prolongación por ambos lados es similar

- La corola es menos tubular, más acampanada, y presenta una menor longitud relativa con respecto a la longitud del cáliz.
- Existen mayores diferencias en la altura del punto de inserción de los pares de estambres 1-4, 2-3 y el estambre 5. Se considera que estas diferencias son principalmente el reflejo de la diferente sinorganización que mantienen la corola y el androceo en las secciones *Decaisnea* y *Virescentia*.

Además, el color de la región apostapétala de la corola en *E. decaisnei* generalmente sigue un patrón de distribución de tipo 1, que no aparece en ninguno de los táxones de *Virescentia*.

En la inflorescencia

E. decaisnei se diferencia claramente de cualquiera de los táxones de *Virescentia* por el menor tamaño de sus inflorescencias, su forma más cónica y el menor número de flores que desarrolla en ellas. También es característico de esta especie la existencia de cincinos simples y la ausencia de ramificaciones basales (frente a los cincinos dobles y la presencia habitual de ramificaciones basales de *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*).

2. Caracteres diagnósticos que distinguen a *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

En la flor

No se puede hablar de un único carácter por el que se puedan diferenciar estas especies entre sí, pues para cualquiera de los caracteres considerados sus poblaciones forman una clina prácticamente continua. Sin embargo, sí es posible diferenciarlos dos a dos en función de un conjunto de dichos caracteres. Así:

E. callithyrsum se diferencia de *E. onosmifolium* porque sus flores suelen tener una corola, estambres y gineceo más largos, son menos tubulares, presentan una mayor longitud relativa corola/ cáliz y también de las ramas estigmáticas con respecto a la longitud total del gineceo. Asimismo, *E. callithyrsum* se diferencia de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* en función principalmente del mayor tamaño de sus flores y la menor tubularidad de su corola. Por otro lado, *E. callithyrsum* se diferencia de ambas subespecies de *E. onosmifolium* porque normalmente las flores de estas últimas son de color blanco y las flores de *E. callithyrsum*, aunque también pueden ser blancas, normalmente son azules.

Las dos subespecies de *E. onosmifolium* se diferencian principalmente entre sí porque en la subespecie *onosmifolium* la longitud relativa corola cáliz es menor y su corola es más tubular.

En la inflorescencia

E. callithyrsum se diferencia de las dos subespecies de *E. onosmifolium* porque generalmente posee unas inflorescencias mucho más grandes, con más flores y una menor densidad de cincinos. Sin embargo, en fun-

ción de los caracteres de la inflorescencia no es posible diferenciar con claridad las dos subespecies de *E. onosmifolium*.

Con respecto a la forma de la hoja, los caracteres foliares estudiados no permiten establecer diferencias entre *E. decaisnei* y los táxones de *Virescentia*, como sucede en el caso de los caracteres reproductivos. El tamaño de la hoja es un carácter que basta para diferenciar a *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* (hojas mucho mayores) de *E. decaisnei* y *E. onosmifolium* (hojas más pequeñas). Dentro de cada uno de estos grupos, las principales diferencias entre táxones son las siguientes:

- *E. callithyrsum* se diferencia de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* por el mayor tamaño de sus hojas. No obstante ambos táxones presentan una clina continua con respecto a este carácter, que hace difícil establecer diferencias tajantes entre ambos.
- *E. decaisnei* se diferencia de *E. onosmifolium* porque presenta un mayor grado de asimetría en el peciolo, una mayor longitud relativa de éste en relación con la longitud total de las hojas y un mayor tamaño general de éstas. Se trata sin embargo de pequeñas diferencias que sólo tienen carácter diagnóstico cuando se consideran simultáneamente.

*** Biología floral, sistemas de cruzamiento y éxito reproductivo**

En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la reproducción tiene lugar exclusivamente por vía sexual. Todos ellos poseen un sistema de cruzamiento mixto, pues a pesar de los múltiples mecanismos con que cuentan para evitar la autogamia y/o promover la alogamia, en todas exis-

te un predominio de la autofecundación frente a la fecundación cruzada. Ello se debe a tres motivos fundamentales: 1. su carácter protándrico no- estricto, lo que reduce pero no anula la probabilidad de que se produzca autogamia; 2. el hecho de que todas ellas desarrollan grandes despliegues florales, lo que incrementa la probabilidad que se produzcan cruces geitonógamos; y 3. el hecho de que el mecanismo de dispersión de las semillas es mayoritariamente barócoro, lo que aumenta la probabilidad de que sucedan cruces endógamos, principalmente entre hermanos.

En estas especies la auto-fecundación conlleva importantes desventajas. En concreto hemos demostrado que en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* los auto-cruzamientos conllevan una pérdida sustancial de su potencial reproductivo. En el caso de *E. decaisnei* dicha pérdida se manifiesta principalmente en una importante reducción de la capacidad de germinación de las semillas. En *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se ha observado una reducción significativa del peso fresco de las semillas procedentes de auto-cruces y una disminución en su capacidad de germinación, que es especialmente notoria en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

La actividad de los polinizadores conlleva en todas ellas una importante mejora de su potencial reproductivo porque: 1. garantizan la polinización de las flores; y 2. mejoran la calidad de la progenie mediante el aumento del número de cruces xenógamos. Por lo tanto, en estas especies los esfuerzos encaminados a favorecer la xenogamia se ven recompensados en términos de un incremento de la fecundidad y de viabilidad de la progenie.

Mecanismos de promoción de la alogamia

Dada la reducción del potencial reproductivo asociado a los auto-cruces, se considera que en estos táxones la inversión de recursos en el fomento de

la alogamia conlleva importantes ventajas reproductivas tanto para la función masculina como para la femenina, si con ello se consigue incrementar la proporción de xeno-cruzamientos. En este sentido, son varios los mecanismos promotores de la alogamia que han sido descritos a lo largo del presente trabajo:

1. *Mecanismos florales de promoción de la alogamia*

Son principalmente dos:

a- Protandria. Dependiendo del punto de vista con el que se analice, puede entenderse como un mecanismo promotor de la alogamia y/o para evitar la autogamia. *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* son táxones protándricos de carácter no estricto. En todos ellos la separación temporal de la madurez de androceo y gineceo se ve acompañada por una separación espacial simultánea de las anteras y el estigma. En este sentido *E. decaisnei* se diferencia claramente de los tres táxones de *Virescentia* porque en él el movimiento de los estambres es de curvatura hacia el exterior de la corola, mientras que en los últimos es de torsión hacia el interior. Se considera que el mecanismo de protandria de *E. decaisnei* probablemente es más efectivo para evitar la autogamia que el de los táxones de *Virescentia*. No obstante, ambos tipos de separación no impiden que en algunos casos se produzca autogamia.

b- Existencia de diferentes formas de reclamo y recompensa florales y, en concreto:

- La disposición de los lóbulos de la corola. Entre los distintos táxones y, dentro de cada uno, a lo largo del ciclo floral, existen claras diferencias en la disposición de los lóbulos de la corola, en función de las cuales se han definido dos patrones principales: el de tipo “corola desplegada”, que caracteriza a *E. decaisnei*, y el de tipo “corola cerrada” propio de los táxones de *Virescentia*. Dentro de cada taxon, con independencia del tipo de patrón que posea, los

lóbulos de la corola presentan una disposición más abierta durante el estadio 3 que en el estadio 5.

- La producción de altas cantidades de néctar (al menos en *E. decaisnei*) y de polen. En este sentido cabe señalar la mayor cantidad de polen que producen *E. decaisnei* y *E. callithyrsum*, con respecto a la de las dos subespecies de *E. onosmifolium*. Además, al igual que sucede con la disposición de los lóbulos de la corola, se observan importantes variaciones en las cantidades de ambos tipos de recompensas a lo largo del ciclo floral, de acuerdo con las fases sexuales de la flor.

Las diferencias que mantienen estos táxones con respecto a estos mecanismos de promoción de la alogamia en la flor parecen indicar un carácter más alógamo de las flores de *E. decaisnei* con respecto a las de los tres táxones de *Virescentia* y, dentro de este grupo, de las flores de *E. callithyrsum* con respecto a las de las dos subespecies de *E. onosmifolium*. Esta interpretación estaría apoyada por las diferencias de tamaño floral que existen entre estos táxones.

2. Promoción de la alogamia a nivel de la inflorescencia

El gran tamaño de las inflorescencias de estos táxones puede considerarse en sí mismo como un mecanismo de reclamo a larga distancia. Por otro lado se considera que la propia floración secuencial de las inflorescencias (centrípeta y centrífuga) puede actuar como mecanismo reductor de la tasa de geitonogamia.

Además, en los cuatro táxones se ha comprobado que se produce una retención de las corolas marchitas, que permanecen sobre el cáliz durante un cierto tiempo antes de desprenderse y caer. Dos de las tres de las hipótesis propuestas para explicar este fenómeno apuntan a su posible naturaleza como mecanismo promotor de la alogamia (retención de las corolas como forma para aumen-

tar la señal de reclamo a larga distancia) y/o reductor de la geitonogamia (dispositivo disuasorio para reducir el número de flores visitadas secuencialmente por un insecto tras una aproximación).

3. Promoción de la alogamia a nivel poblacional

A nivel poblacional estos táxones cuentan con dos mecanismos fundamentales de promoción de la alogamia: la existencia de polimorfismos sexuales y cromáticos:

- a- *Heteromorfismos sexuales*. En este sentido cabe destacar que la ginodioecia es el único sistema de xenogamia obligada con que cuentan estas especies. Su incidencia es muy variable según los táxones y las poblaciones, destacando los siguientes aspectos:
 - En *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*, la ginodioecia es tras el hermafroditismo la forma sexual más frecuente en la mayoría de sus poblaciones naturales. Se trata de un fenómeno que está presente en la gran mayoría de ellas, con frecuencias que oscilan entre el 10- 30% en *E. decaisnei*, no superan el 5% en *E. callithyrsum*, y varían entre el 2 y el 49% en *E. onosmifolium*. En estos táxones las formas intermedias y ginomonóicas son poco frecuentes, especialmente las segundas. Ambas aparecen en menos de la mitad de las poblaciones muestreadas, y siempre con frecuencias inferiores al 15%.
 - Por el contrario, en el caso de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* la ginodioecia es más frecuente que el hermafroditismo en la mayor parte de las poblaciones muestreadas. No obstante, si se valora la incidencia de ambas formas en relación con el número total de efectivos poblacionales, el hermafroditismo es la forma sexual predominante. De los

cuatro táxones estudiados, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es donde se ha detectado una mayor proporción de individuos intermedios y ginomórficos. En este caso ambas formas aparecen en la mayor parte de las poblaciones muestreadas, aunque con unas frecuencias que tampoco superan el 15% en ningún caso.

- Con respecto a las diferencias de los individuos hermafroditas y femeninos, cabe destacar que las más importantes son las relativas a la flor. A lo largo de nuestro estudio, se han encontrado las siguientes diferencias significativas:

1. En la flor:

- En los cuatro táxones el tamaño de las flores hermafroditas es significativamente mayor que el de las femeninas. Las diferencias entre ambos tipos de flores son especialmente evidentes en *E. decaisnei* y *E. onosmifolium*, mientras que en *E. callithyrsom* y, especialmente, en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* son algo menores. Únicamente el tamaño de las ramas estigmáticas mantiene un valor similar entre ambos tipos de flores en todos los táxones.
- La mayor producción de recompensas de las flores hermafroditas. En los cuatro táxones las flores femeninas generalmente no producen polen. Además, en el caso de *E. decaisnei* se ha comprobado que producen cantidades de néctar significativamente menores que las flores hermafroditas.

2. En relación con el tamaño de las inflorescencias sólo se han encontrado diferencias significativas en *E. callithyrsom*. En esta especie el tamaño de las inflorescencias de los individuos hermafroditas es mayor que el de los femeninos. También se han encontrado dife-

rencias significativas con respecto a la densidad de cincinos en *E. onosmifolium* (mayor en el caso de los individuos femeninos).

3. Con respecto a las variables foliares sólo se han observado diferencias significativas en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. En este caso la diferencia principal es que las hojas de los individuos femeninos son más anchas y, por lo tanto, menos lineares, y la longitud del peciolo es menor.
4. Finalmente, en relación al tamaño de la planta, tanto en *E. decaisnei* y *E. callithyrsom* los individuos hermafroditas presentan una altura y un diámetro medio significativamente mayores que los femeninos.
5. Con respecto a la oferta floral, se encontraron las siguientes diferencias:
 - El mayor número de flores por cincino de los individuos femeninos en *E. decaisnei*.
 - La mayor producción de inflorescencias por individuo de los individuos hermafroditas en *E. decaisnei* y *E. callithyrsom*.
 - La mayor producción total de flores por individuo de los individuos hermafroditas en *E. callithyrsom*.
6. No se han observado diferencias significativas en el éxito reproductivo alcanzado por los individuos hermafroditas y femeninos en ninguno de los cuatro táxones estudiados (ni en términos de fecundidad, ni de capacidad de germinación de las semillas o de supervivencia de las plántulas).

La incidencia que tiene la presencia de heteromorfismos sexuales sobre la tasa de alogamia de las poblaciones naturales es especialmente notoria en el caso de las dos subespecies de *E. onosmifolium*, en las que se ha demostrado que a nivel poblacional existe una alta correlación entre la diversidad de dichos polimorfismos y la diversidad genética. Se considera que, dado que no se ha encontrado ningún indicio de que los individuos femeninos posean un mayor éxito reproductivo que los hermafroditas, esta podría ser la principal explicación para justificar su persistencia en las poblaciones naturales.

b- *Heterocromía floral*. Destacamos los siguientes aspectos:

- *E. decaisnei*. Esta especie es bastante uniforme con respecto al color de sus flores. La principal manifestación de heterocromía floral es la que afecta al patrón de distribución del color en la región apostapétala de la corola, aunque la incidencia de este fenómeno es muy pequeña.
- *E. callithyrsium*. Este taxon se caracteriza principalmente por una marcada heterocromía en la región superior de la corola (apostapétala), que afecta tanto al tipo de color como a su patrón de distribución. También se han encontrado variantes en el color de los filamentos estaminales y del estilo. La frecuencia de los diferentes tipos es muy variable en función de la población que se considere. La alta correlación que existe en este taxon a nivel poblacional entre la diversidad de formas cromáticas y la diversidad genética, se considera que podría explicar la persistencia de estas formas en sus poblaciones naturales.

- *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. La incidencia de este tipo de fenómenos en sus poblaciones naturales es en general baja, especialmente en el caso de la subespecie *spectabile*.

Oferta floral

Con respecto a la oferta floral cabe destacar que *E. decaisnei*, *E. callithyrsium*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* se caracterizan por producir una enorme cantidad de inflorescencias por individuo (con un promedio de entre 36 y 101, según táxones), y de flores por inflorescencia (entre 443 y 1.220). Además, cada uno de estos táxones se identifica y diferencia del resto en virtud de una combinación de las componentes productiva y estructural de la oferta floral, tanto a nivel de inflorescencia como de individuo.

Dentro de cada taxon, la mayor o menor producción de inflorescencias está principalmente determinada por el tamaño del individuo. Por el contrario, salvo en *E. decaisnei*, no se ha encontrado ninguna relación entre el número de flores por inflorescencia y el tamaño de los individuos.

Éxito reproductivo

Los cuatro táxones presentan una producción similar de frutos por flor, con valores que oscilan entre el 50 y el 60%. El punto crítico que determina las diferencias en la fecundidad relativa entre estas especies es el porcentaje de semillas que se desarrollan por óvulo. En los cuatro táxones se observa una importante disminución de la fecundidad relativa medida en términos de semillas por óvulo, con respecto a la fecundidad relativa medida en términos de frutos por flor. Dicha reducción es del 56% en *E. decaisnei*, del 68% en *E. callithyrsium*, del

69% en *E. onosmifolium* y del 75% en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Por lo tanto, en conjunto, más del 85% de los óvulos que se producen en estas especies no llegan a transformarse en semillas.

Entre los motivos esgrimidos para explicar esta baja tasa de producción de semillas por óvulo, destacan los siguientes:

- Que sea el resultado de la alta tasa de autogamia (*sensu lato*) que soportan estos táxones unido a la existencia en todos ellos de un cierto grado de auto- incompatibilidad y/o depresión por endogamia tempranas.
- La existencia de patrones fijos de absorción de óvulos y/o cigotos. Según nuestros resultados este factor es uno de los principales responsables de que en *E. decaisnei* normalmente sólo maduren entre el 25 y el 50% de los óvulos producidos, y en los tres táxones de *Virescentia* sólo el 25%.

Por otro lado, salvo en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, no se han encontrado evidencias de que el tamaño de los individuos afecte a su fecundidad relativa. De hecho, en estos táxones la fecundidad relativa no depende tanto de la mayor o menor producción de flores por individuo, sino de la manera en que ésta se estructura en el espacio y, concretamente, en la inflorescencia. En concreto, en todos ellos la fecundidad relativa de las flores está determinada por la posición que ocupan en el cincino (las flores situadas en la mitad proximal del cincino producen una cantidad significativamente mayor de frutos por flor y de semillas por óvulo que las de la mitad distal, mientras que la tasa relativa de absorción floral de éstas últimas es significativamente mayor que la de las flores situadas en la mitad proximal). Sólo en el caso de *E. decaisnei* se han encontrado evidencias de que la posición de los cincinos a lo largo del eje principal de la inflorescencia también influye significativamente sobre la fecundidad relativa de las flores.

A pesar de su baja tasa de fecundidad relativa, la gran producción floral que desarrollan estos táxones asegura que en todos ellos la producción final de frutos por individuo (entre 12.893- 48.132) y de semillas (10.839- 57.562) siga siendo muy elevada.

Las diferencias que mantienen estas especies entre sí con respecto a la producción de frutos por individuo se deben principalmente a las diferencias que existen entre ellas con respecto a la producción de flores por individuo. Sin embargo, las diferencias observadas en la producción de semillas, dependen tanto de su producción respectiva de semillas por óvulo, como de su oferta floral. Por ello se considera que tanto la producción relativa de frutos por flor como la de semillas por óvulo son por sí solos indicadores poco fiables del éxito reproductivo de estas especies. Asimismo, se considera que la medida más adecuada para estimar la fecundidad total de estas especies es la producción semillas por individuo.

E. decaisnei, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* mantienen diferencias significativas en relación con el peso fresco de las semillas, pero la capacidad de germinación de los cuatro táxones es similar entre sí (entre el 42% y el 64%), y se encuentra dentro del rango observado en otras especies leñosas del género.

E. decaisnei, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* presentan una elevada capacidad de supervivencia durante la fase de *plántula* bajo condiciones controladas, con valores que superan el 75% en todos los casos.

Dadas las importantes limitaciones con que se enfrentan *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* para obtener éxito reproductivo a través de la función femenina, probablemente sean muchas las ventajas reproductivas con que cuentan todos ellos como donantes de polen. Más aún porque se trata de especies en las que la ginodioecia tiene una alta inci-

dencia y, por lo tanto, en cuyas poblaciones siempre existe un conjunto de ginecos esperando ser fecundados por polen procedente de otros individuos.

Por ello, muchos de los caracteres reproductivos de estos táxones se pueden interpretar como mecanismos de promoción de la función masculina. Por ejemplo, su naturaleza protándrica unido a la mayor producción de recompensas y la disposición más abierta de los lóbulos de la corola que tiene lugar durante la fase masculina de la flor o, a nivel de inflorescencia, el desarrollo de grandes despliegues florales con un claro “exceso de sobreproducción floral”. En este último caso se discute la posibilidad de que dicho excedente floral en realidad sea consecuencia de una producción extra de flores hermafroditas pero funcionalmente masculinas.

Fenómenos de hibridación

Las observaciones realizadas confirman la gran facilidad que tienen estos táxones para hibridar entre sí. Además, se da noticias por primera vez la existencia de los siguientes híbridos:

- *E. decaisnei* x *E. callithyrsum*
- *E. decaisnei* x *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*
- *E. callithyrsum* x *E. onosmifolium*

*** Diversidad genética**

- Teniendo en cuenta su condición de endemismos insulares, los niveles de variabilidad genética poblacional encontrados en *E. decaisnei*, *E. callithyr-*

sum, *E. onosmifolium*, *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* y *E. acanthocarpum* se pueden considerar elevados. Ello se suma al número creciente de evidencias de que los niveles de variabilidad genética poblacional en las plantas canarias son superiores a los detectados en otros archipiélagos oceánicos.

- Los niveles de riqueza genética de estos táxones podrían estar relacionados con la amplitud de su rango geográficos y en algunos casos con el tamaño poblacional. Sin embargo, como ya hemos comentado, la diversidad de formas heterocrómicas en *E. callithyrsum* y de heteromorfismos sexuales en las dos subespecies de *E. onosmifolium* parecen ser factores determinantes de los niveles de diversidad genética en las poblaciones naturales de estos táxones.
- Las poblaciones analizadas muestran un cierto grado de consanguinidad y un defecto de heterocigotos, lo que se interpreta como una consecuencia del predominio general de la auto-fecundación con respecto a la fecundación cruzada.
- Las poblaciones naturales de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* presentan una escasa diferenciación genética entre sí y una distancia genética baja o muy baja dentro de cada taxon. Todo ello indica que las poblaciones naturales de cada uno de estos táxones mantienen una elevada cohesión genética. Por lo tanto, se considera que en todos ellos la acción unificadora del flujo génico prevalece sobre la acción diferenciadora de la deriva o la selección (si la hubiera).
- La diferenciación genética parece sustentar la separación taxonómica entre *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. No obstante, los patrones de diversidad isoenzimática encontrados en *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, en general parecen responder

más que a sus relaciones filogenéticas, a un mosaico complejo de variantes ecogeográficas del entorno insular.

*** Estado de conservación de los táxones amenazados (*E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*) y medidas que se recomienda adoptar**

E. callithyrsum

- Aunque el número total estimado de adultos reproductores asciende a 76.670 individuos, existen dos motivos principales por los que se considera que el estado de conservación de este taxon es *muy preocupante*:
- 1- Su distribución se caracteriza por ser *moderadamente fragmentada* y muy desigual: la inmensa mayoría de todos sus efectivos (el 96%) habitan en tres de las catorce poblaciones confirmadas y el 72% lo hace sólo en la población de Tenteniguada. Mientras, hasta un 37,5% de las poblaciones se encuentran por debajo del *tamaño mínimo viable poblacional*.
- 2- El taxon se encuentra en un proceso de clara *disminución continua*, tanto de sus *áreas de extensión de presencia* y de *ocupación*, como en lo que respecta a la calidad de su hábitat, que no tiene visos de frenar a corto o medio plazo. Este fenómeno tiene un agravante pues a pesar de que los indicadores de variabilidad isoenzimática no muestran evidencias de que los factores genéticos supongan actualmente un riesgo para la supervivencia de este taxon, si continúan los procesos de disminución continua de los tamaños poblacionales de este taxon es previsible que a corto o medio plazo se produzca una reducción de su diversidad

genética y de la fecundidad de los individuos en sus poblaciones naturales.

- El principal factor de amenaza actual procede de la intensa colonización de su hábitat por parte de zarzas (*Rubus* sp.), cañas (*Arundo donax*) y tuneiras (*Opuntia* sp.). También se observan daños causados por actividades de pastoreo (principalmente como consecuencia de la erosión que provocan, pero también por los efectos directos del ramoneo), por la afluencia cada vez mayor de personas que visitan el entorno en el que habita y por el desarrollo de actividades de construcción. Finalmente, otro factor amenaza deriva de su cada vez más frecuente cultivo ornamental que, si no se planifica, puede suponer una amenaza para la identidad genética de las poblaciones naturales.
- Se proponen las siguientes medidas de conservación:
 1. La nueva catalogación de esta especie como:
 - *Vulnerable* (B2a,b,c,d) según los *Criterios Orientadores para la Inclusión de Táxones y Poblaciones en Catálogos de Especies Amenazadas* (Ministerio Medio Ambiente- Dirección General Biodiversidad, 2004).
 - *Vulnerable* [B2ab (i, ii, iii, iv) D2] según los *Criterios de Amenaza de la Lista Roja de la UICN 2000, versión 3.1.* (UICN, 2001).
 2. El cumplimiento las medidas de conservación ya vigentes. Entre ellas, que con carácter prioritario se elabore el *Plan de de Conservación del Hábitat*, tal y como esta establecido por ley en virtud de la inclusión de este taxon en el *Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias* bajo la categoría de *Sensible a la Alteración de su Hábitat*. Este Plan debería incluir medidas legales de conservación para todas las poblaciones naturales

de este taxon y un programa de erradicación de cañas (*Arundo donax*), zarzas (*Rubus* sp.) y tuneras (*Opuntia* sp.) en todas ellas.

3. La inclusión de este taxon en el *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas*, en la categoría de *Vulnerable* (B2a,b,c,d).
4. La modificación de su catalogación en la *Lista Roja de la Flora Vascular de España*, pasando a la categoría VU [B2ab (i, ii, iii, iv) D2].
5. La recolección y almacenado de al menos una muestra representativa de todas las poblaciones naturales en bancos de germoplasma. Según nuestros datos, con el fin de disponer de una muestra que represente el 99% de la variabilidad genética detectada bastaría con realizar un muestreo intensivo de semillas en las poblaciones de Tenteniguada y Los Mocanes.
6. El establecimiento de mecanismos efectivos de control sobre la utilización de esta especie con fines ornamentales.
7. El desarrollo y la puesta en marcha de medidas para la divulgación social de la problemática de esta especie y, por ende, del monte verde.

E. onosmifolium ssp. *spectabile*

- El estado de conservación de este taxon es *alarmante*. Los principales motivos en los que se basa dicha consideración son los siguientes:
 1. El número total de adultos reproductores censados asciende tan solo a 1.536 individuos.

2. Presenta una distribución *severamente fragmentada* y muy desigual: mientras que el 63,5% del total de los individuos pertenecen a una misma población (*Barranco de El Portezuelo*), entre el 33 y el 100% de las poblaciones restantes se encuentran en el borde de su valor mínimo poblacional.

3. Se encuentra en un proceso de clara *disminución continua*, tanto de sus *áreas de extensión de presencia* y *de ocupación*, como en lo que respecta a la calidad de su hábitat.

Pero además:

- Aunque no se han detectado indicios de que la fecundidad de sus individuos o la capacidad de germinación de sus semillas se encuentren entre sus principales factores de amenaza, no se descarta que las menores tasas de fecundidad encontradas en este taxon en relación con el resto de táxones estudiados (y en concreto con respecto a la subespecie *onosmifolium*), no sean el reflejo de algún tipo de problema reproductivo en sus poblaciones naturales.
- A pesar de que tampoco se han encontrado evidencias de que los factores genéticos supongan actualmente un riesgo para su supervivencia, la diversidad genética observada en *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* es la menor de todos los táxones estudiados. Además se han encontrado indicios de que al menos una de sus poblaciones podría estar pasando o haber pasado recientemente por un cuello de botella. Por otro lado, si continúan los procesos de disminución continua de sus tamaños poblacionales es previsible que a corto o medio plazo se produzca una reducción de su diversidad genética y de la fecundidad de los individuos en sus poblaciones naturales.

- La tasa desproporcionadamente alta de individuos femeninos en la población de *E. onosmifolium* ssp. *spectabile* de La Montaña de El Cedro y también, aunque en menor medida, de *Guguy* puede estar poniendo en riesgo la supervivencia de ambas poblaciones
- El principal factor actual de amenaza es de origen biótico y está provocado por la competencia vegetal, principalmente con las especies *Oxalis* sp. y *Drusa glandulosa* durante las etapa de plántula, y con las especies *Arundo donax*, *Rubus* sp. y *Opuntia* sp. durante la etapa adulta. Otros factores de amenaza provienen de accidentes provocados por la exposición de estas plantas a desprendimientos y por el pastoreo.
- Se proponen las siguientes medidas de conservación:
 1. La catalogación de esta especie como:
 - *En Peligro* (B1 y 2c), según los *Criterios Orientadores para la Inclusión de Táxones y Poblaciones en Catálogos de Especies Amenazadas* (Ministerio Medio Ambiente- Dirección General Biodiversidad, 2004).
 - *Sensible a la Alteración de su Hábitat*, según el *Decreto 151/2001, de 23 de julio, por el que se crea el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias* (Artículo 1).
 - EN [B1a, b(iii,iv), 2a, b(iii,iv)], según los *Criterios de Amenaza de la Lista Roja de la UICN 2000, versión 3.1.* (UICN, 2001).
 2. El desarrollo y cumplimiento de un plan de conservación del hábitat en el que se incluya la protección de todas las poblaciones naturales así como un programa de erradicación de las especies invasoras.
 3. La conservación de al menos una muestra representativa de todas las poblaciones naturales en bancos de germoplasma. Según nuestros

datos, con el fin de disponer de una muestra que represente el 99% de la variabilidad genética detectada bastaría con realizar un muestreo intensivo de semillas en las poblaciones de Guguy, El Portezuelo y Montaña de El Cedro.

4. El desarrollo y la puesta en marcha de medidas para la divulgación social de la problemática de esta especie.

E. acanthocarpum

A pesar de el reducido tamaño de sus poblaciones y de su estado de conservación *crítico*, los niveles de variabilidad genética encontrados en este taxon son muy superiores a los registrados en especies afines con un menor grado de amenaza. No se han encontrado evidencias de que en la actualidad su estado de amenaza esté determinado por factores genéticos. Sin embargo, es preciso ser prudentes a la hora de interpretar estos resultados pues cabe la posibilidad de que aún no hayan pasado las generaciones necesarias para poder detectar los efectos perjudiciales que pueden tener la reducción de los tamaños poblacionales sobre la diversidad genética. Es más, como hemos explicado anteriormente, el pequeño tamaño de estas poblaciones unido los procesos de disminución continua que están sufriendo hacen que se pueda estar produciendo en ellas una pérdida de su riqueza genética y un incremento de los cruces endógamos que nuestro análisis isoenzimático no haya detectado.

Bibliografía

- AFFRE, L., J.D. THOMPSON & M. DEBUSSCHE, 1995. The reproductive biology of the Mediterranean endemic *Cyclamen balearicum* Will. (Primulaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 118: 309-330.
- ALONSO, C. & C.M. HERRERA, 2001. Neither vegetative nor reproductive advantages account for high frequency of male-steriles in southern Spanish gynodioecious *Daphne laureola* (Thymelaeaceae). *American Journal of Botany* 88(6): 1016- 1024.
- ANDERSSON, S., 1988. Size dependent pollination efficiency in *Anchusa officinalis* (Boraginaceae): causes and consequences. *Oecología* (Berl.) 76: 125-130.
- ARAÑA, V. & CARRACEDO, J.C. 1978. Los volcanes de las Islas Canarias. Ed. Rueda, Madrid.
- ARISTA, M., P.L. ORTIZ, & S. TALAVERA, 1999. Apical pattern of fruit production in the racemes of *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: Caesalpinioideae): role of pollinators. *American Journal of Botany* 86(2): 1708-1716.
- ASIKAINEN, E & P. MUTIKAINEN, 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). *American Journal of Botany* 90(2): 226 - 234
- BAKER, H. G. 1948. Corolla- size in gynodioecious and gynomonoeious species of flowering plants. *Proc. Leeds Phil. Soc* 136- 139.
- 1955. Self- compatibility and establishment after “long- distance” dispersal. *Evolution* 9: 347- 349.
- BAÑARES BAUDET, Á., E. BERMEJO, G. BLANCA, F. DOMÍNGUEZ, F., J. GÜEMES, J.C. MORENO, & S. ORTIZ, 2001. La Conservación de la Flora en España y el Atlas de Flora Amenazada. En: *Actas del III Congreso Forestal Español “Montes para la Sociedad del Nuevo Milenio”*, tomo V: 161- 168 pp. Junta de Andalucía (Consejería de Medio Ambiente), Sociedad Española de Ciencias Forestales y Grupo TRAGSA. Granada, 25-28 sep. 2001
- BAÑARES BAUDET, Á., G. BLANCA, J. GÜEMES, J., J.C. MORENO, C. MORILLO, C. & S. ORTIZ, 2002. Tras la Lista Roja, un nuevo libro rojo de flora. *Quercus* 195: 10-11
- BAÑARES, Á., G. BLANCA, J. GÜEMES, J.C. MORENO & S. ORTIZ (eds.), 2004. *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid, 1.069 pp.
- BARRENO, E. (ed.), 1984. Listado de plantas endémicas, raras o amenazadas de España. *Información ambiental* 3: 49- 72.
- BARRET, S.C.H. & J.R. KOHN, 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size. In: D.A. Falk & K.E. Holsinger (eds.), *Genetics and conservation of rare plants*, 3-30 pp. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- BARRET, S.C.H. & J.S. SHORE, 1989. Isozyme variation in colonizing plants. In: Soltis, D.E. & P.S. Soltis (eds) *Isozymes in Plant Biology*, 106- 126. Dioscorides Press, Portland Oregón.
- BARRET, S.C.H., 1993. The evolutionary biology of tristylly. In: D. Futuyma & J. Antonovics (eds.), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* Vol. 9, pp. 283-326. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- BARRET, S.C.H., L.D. HARDER & A.C. WORLEY, 1997. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. In: Silvertown, J., M. Franco & J.L. Harper (eds.), *Plant Life Histories: Ecology, Phylogeny and Evolution*, 56- 76. U.K. Cambridge University Press.

- BARRETT, S.C.H. & ECKERT, 1990. Variation and evolution of mating systems in plants. *In*: S. Kawano (ed.) *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*, pp 229-254. Academic Press.
- BARRETT, S.C.H., 1998. The reproductive biology and genetics of island plants. *In*: P.R.R. Grant (ed.), *Evolution on Islands*, 19-34 pp. Oxford University Press.
- 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 358: 991-1004.
- BATISTA, F. & P. A. SOSA, 1998. Estudio de la variabilidad genética de los géneros *Echium*, *Ilex* y *Myrica* por electroforesis isoenzimática. Memoria inédita del proyecto de investigación *Caracterización y análisis de la diversidad y diferenciación genética de las poblaciones de los géneros Myrica, Echium e Ilex, mediante electroforesis isoenzimática*. Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, TRAGSA y Fundación Universitaria de Las Palmas. Las Palmas de Gran Canaria.
- 2002. Allozyme Diversity in Natural Populations of *Viola palmensis* Webb & Berth. (*Violaceae*) from La Palma (Canary Islands): Implications for Conservation Genetics. *Annals of Botany* 90(6): 725 - 733.
- BATISTA, F., BAÑARES, A., CAUJAPÉ- CASTELLS, J., CARQUÉ, E., MARRERO- GÓMEZ, M. & SOSA, P. 2001. Allozyme diversity in three endemic species of *Cistus* (Cistaceae) from the Canary Islands: intraspecific and interspecific comparisons and implications for genetic conservation. *American Journal of Botany* 88: 1582- 1592.
- BAWA, K. S., 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 15-39.
- BELTRÁN TEJERA, E., W. WILDPRET, M.C. LEÓN, A. GARCÍA, & J. REYES, 1999. *Libro Rojo de la Flora Canaria contenida en la Directiva-Hábitats Europea*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid, 694 pp.
- BENGTSSON, B.O., P. WEIBULL & L. GHATNEKAR, 1995. The loss of alleles by sampling: a study of the common outbreeding grass *Festuca ovina* over three geographical scales. *Hereditas* 122: 221-238.
- BERNARDELLO, G., G.J. ANDERSON, T.F. STUESSY & D.J. CRAWFORD, 2001. A survey of floral traits, breeding systems, floral visitors, and pollination systems of the angiosperms of the Juan Fernández Islands (Chile). *The Botanical Review* 67 (3): 225-308.
- BERNARDELLO, G., R. AGUILAR & G.J. ANDERSON, 2004 The reproductive biology of *Sophora fernandeziana* (Leguminosae), a vulnerable endemic species from Isla Robinson Crusoe. *American Journal of Botany* 91: 198-206.
- BERTIN, R. I. & C.M. NEWMAN, 1993. Dichogamy in angiosperms. *Botanical Review* 59: 112- 152.
- BLANCA, G. & M. MARRERO, 2004. Las categorías de la UICN: algunas reflexiones y comentarios. *En: Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España*. BAÑARES *et al.* (eds.), 43- 47 pp. Dirección General para la Biodiversidad. Publicaciones del Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Madrid.
- BOËTIUS, A.D., 1948. Über den Verlauf der Nektarabsonderung einiger Blütenpflanzen. *Beihfte zur Schweizerischen Bienenzeitung* 2: 257-317.

- BÖHLE, U.R., H.H. HILGER & W.F. MARTIN, 1996. Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 93: 11740-11745. octubre.
- BRAMWELL, D., 1971. *Studies in the Flora of the Canary Islands*. Tesis Doctoral. Department of Botany. University of Reading. Reading, 555 pp.
- 1972a. A revision of the genus *Echium* in Macaronesia. *Lagascalia* 2(1): 37-115.
 - 1972b. Breeding systems in Canary Islands *Echium* species. *In: International Organization of Plant Biosystematists Newsletter* N° 6, 2-9 pp. Reading, Department of Botany University of Reading. Reading.
 - 1972c Endemism in the Flora of the Canary Islands. *In: D. H Valentine (ed.) Taxonomy, phytogeography and evolution*, 141-158 pp. Academic Press. London-New York.
 - 1973. Studies in the genus *Echium* from Macaronesia. *Monogr. Biol. Canar.* 4: 71- 82.
 - 1975. Some morphological aspects of the adaptive radiation of Canary Islands *Echium* species. *Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles* 32(2): 241- 254.
 - 1976. The endemic flora of the Canary Islands. *In: G. Kunkel (ed.), Biogeography and ecology in the Canary Islands*, 207- 240 pp. *Monographiae Biologicae* 30.
 - 1977. *Helianthemum tholiforme*, a new species of *Cistaceae* from Gran Canaria. *Botánica Macaronésica* 2: 69-74.
 - 1985. Contribución a la biogeografía de las Islas Canarias. *Botánica Macaronésica* 14: 3-34.
 - 1986. Contribución a la biogeografía de las islas Canarias. *Botánica Macaronésica* 14: 3-34.
 - 2002. How many plants?. *Plant Talk* 28: 32-34.
- BRAMWELL, D. & BRAMWELL, Z., 2001. *Flores Silvestres de las Islas Canarias*. 4° Edición. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria. Área de Recursos Hidráulicos y Medio Ambiente (eds.). Editorial Rueda. Madrid, 437 pp.
- BRAMWELL, D. & J. RODRIGO PÉREZ, 1982. Prioridades para la conservación de la diversidad genética en la flora de las Islas Canarias. *Botánica Macaronésica* 10: 3- 17.
- BRAUN, A., 1867. Appendix [prima] specierum novarum, minus cognitarum, criticarum, quae in Horto regio botanico berolinensi coluntur 1867. *Append. pl. nov. Hort. berol.* 1-12.
- BROWN, A.H.D. & J.J. BURDON, 1983. Multilocus diversity in an outbreeding weed, *E. plantagineum* L. *Australian Journal of Biological Sciences* 36: 503- 509.
- 1989. Isozyme analysis of plant mating systems. *In: D.E. Soltis & P.S. Soltis (eds.), Isozymes in Plant Biology*, 73-86 pp. Advances in Plant Sciences Series 4.
- BRUNET, J. & D. CHARLESWORTH, 1995. Floral sex allocation in sequentially blooming plants. *Evolution* 49(1): 70-79.
- BRUNET, J. & H.R. SWEET, 2006. Impact of insect pollinator group and floral display size on outcrossing rate. *Evolution* 60(2): 234-246.

- BRUNET, J., 1996. Male reproductive success and variation in fruit and seed set in *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae). *Ecology* 77(8): 2.458- 2.471.
- BURCHARD, O., 1929. Beiträge zur Ökologie und Biologie der kanarenpflanzen. *Biblioth. Bot. (Beitr. Oekol. u. Biol. Kanarenpfl.)* 24(98): (i) 1-262.
- BURD, M., 1994. Bateman's Principle and Plant Reproduction: The Role of Pollen Limitation in Fruit and Seed Set. *The Botanical Review* 60(1): 83- 139.
- BURDON, A., M. JAROSZ & A.H.D. BROWN, 1988. Temporal patterns of reproduction and outcrossing in weedy populations of *Echium plantagineum*. *Biological Journal of the Linnean Society* 34: 81-92.
- BURDON, J. J., D.R. MARSHALL, & A.H.D. BROWN, 1983. Demographic and genetic changes in populations of *Echium plantagineum*. *Journal of Ecology* 71: 667-679.
- BUYS, M. H. & H.H. HILGER, 2003. Boraginaceae cymes are exclusively scorpioid and not helicoid. *Taxon* 52: 719-724.
- BUYS, M. H., 1997. A systematic revision of *Lobostemon* (Boraginaceae). *Dissertation submitted in partial fulfilment of the requirements for the degree of Philosophiae Doctor. Department of Botany, Faculty of Science, University of Stellenbosch, South Africa*. Unpublished.
- 2001. The stigma and style of *Lobostemon* (Boraginaceae) and their systematic implications. *South African Journal of Botany* 67: 1-6.
- CADET, C., J.A.J. METZ & P.G.L. KLINKHAMER, 2004. Size and the not-so-single sex: disentangling the effects of size and budget on sex allocation in hermaphrodites. *The American Naturalist* 164 (6): 779- 792.
- CALVIÑO, A. & L. GALETTO, 2003. Cleistogamy in the rare high andean perennial herb *Cryptantha capituliflora* (Boraginaceae). *Plant Systematics and Evolution* 237 (1-2): 41- 50.
- CARINE, M.A., S.J. RUSSELL, A. SANTOS-GUERRA & J. FRANCISCO-ORTEGA, 2004. Relationships of the macaronesian and mediterranean floras: molecular evidence for multiple colonizations into macaronesia and back-colonization of the continent in *Convolvulus* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany* 91: 1070-1085.
- CARLQUIST, S., 1974. *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- 1998. Shifting paradigms in island biology. *Aliso* 16(2): 85-88.
- CARRACEDO, J.C., 1994. The Canary Islands: an example of structural control on the grow of large oceanic- island volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 60: 225-241.
- CASPER, B.B. & D. WIENS, 1981. Fixed rates of random ovule abortion in *Cryptantha flava* (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. *Ecology* 62 (3): 866-869.
- CASPER, B.B. & T.R. LA PINE, 1984. Changes in corolla color and other floral characteristics in *Cryptantha humilis* (Boraginaceae) cues to discourage pollinators?. *Evolution* 38(1): 128-141.
- CASPER, B.B., 1984. On the evolution of embryo abortion in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*. *Evolution* 38(6): 1337- 1349.
- 1988. Evidence for selective embryo abortion in *Cryptantha flava*. *American Naturalist* 132: 318- 326.

- CAUJAPÉ- CASTELLS, J. Transformer- 1. 2001. Un programa de formateo de datos y cálculos estadísticos en genética de poblaciones. Distribuido por el autor.
- CAUJAPÉ- CASTELLS, J., J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES HERNÁNDEZ, O. FERNÁNDEZ- PALACIOS ACOSTA, C. SUÁREZ GARCÍA, S. MORA VICENTE, S., P. NAVARRO DÉNIZ, M. OLANGUA CORRAL, R. JAÉN MOLINA, F. SOSA SAAVEDRA, & R. TORRENT NAVARRO, 2001. Manual de laboratorio del Jardín Canario “Viera y Clavijo”. I. Isoenzimas en Gel Horizontal de Almidón. *Botánica Macaronésica*. En prensa.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. & J. PEDROLA-MONFORT, 2004. A sampling design for the ex-situ genetic conservation of the Ibero-Moroccan endangered endemic *Androcymbium gramineum*: implications for the assessment of a conservation strategy from a survey of genetic diversity for neutral markers. *Conservation Genetics* 5: 131-144.
- CAUJAPÉ-CASTELLS, J. 2004. Manual de muestreo genético de poblaciones naturales de plantas vasculares. Jardín Botánico Canario *Viera y Clavijo* (en prensa).
- CHARLESWORTH B. & D. CHARLESWORTH, 1978. A model for the evolution of dioecy and gynodioecy. *American Naturalist* 112: 975- 997.
- CHARLESWORTH, D. & B. CHARLESWORTH, 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 273- 298.
- CHARLESWORTH, D., 1989. Why do plants produce so many more ovules than seeds?. *Nature* 338: 21- 22.
- 2002. What maintains male-sterility factors in plant populations?. *Heredity* 89: 408-409.
- CHITTKA, L. & N.M. WASER, 1997. Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Plant Sciences* 45: 169- 183.
- CHRIST, K., 1887. Specilegium canariense II. *Botanical Jahrbuch of Systematics* 9(2): 113-172.
- CLAYTON, J.W. & D.N. TRETIAK, 1972. Amine citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis. *J. Fish. Res. Board. Can.* 29: 1.169- 1.172.
- CLEGG, M.T. & M.L. DURBIN, 2000. Flower color variation: a model for the experimental study of evolution. *Proceedings of the National Academic of Sciences* 97 (13): 7.016- 7.023.
- COLLIN, C.L. & J.A. SHYKOFF, 2003. Outcrossing ratio in the gynomonoeious- gynodioecious species *Dianthus sylvestris* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 90(4): 579- 585.
- CORBET, S. 1978a. Bees and the nectar of *Echium vulgare*. In: *The Pollination of Flowers by Insects* pp. 21- 30. J. Richards (ed.). Academic London Press. London.
- 1978b. Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. and *Sinapsis alba* L.. *Ecological Entomology* 3: 25- 37.
- CORBET, S.A. & E.S. DELFOSSE, 1984. Honeybees and the nectar of *Echium plantagineum* L. in south-eastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 9: 125- 139.
- CORNUET, J.M. & G. LUIKART, 1996. Description and evaluation of two tests for detecting recent bottlenecks. *Genetics* 144: 2.001- 2.014.

- CRAWFORD, D. J., 1989. Enzyme Electrophoresis and plant systematics. *In*: D.E. Soltis & P.S. Soltis (eds), *Isozymes in Plant Biology*, 146- 164 pp. Dioscorides Press, Portland Oregon.
- CRAWFORD, D. J., R. WITKUS & T.F. STUESSY, 1987. Plant evolution and speciation on oceanic islands. *In*: K.M. Urbanska (ed.), *Differentiation patterns in higher plants*, 183- 199 pp. Academic Press.
- CRAWFORD, D.J., 1983. Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. *In*: S.D. Tanksley, & T.J. Orton (eds), *Isozymes in Plant Genetics and Breeding, Part A*, 257- 287 pp. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam.
- CRAWFORD, D.J., E. RUIZ, T.F. STUESSY, E. TEPE, P. AQUEVEQUE, F. GONZALEZ, R.J. JENSEN, G.J. ANDERSON, G. BERNARDELLO, C.M. BAEZA, U. SWENSON & O.M. SILVA, 2001. Allozyme diversity in endemic flowering plant species of the Juan Fernandez Archipelago, Chile: ecological and historical factors with implications for conservation. *American Journal of Botany* 88: 2195-2203.
- CRONK, Q.C.B., 1997. Islands: stability, diversity, conservation. *Biodiversity and Conservation* 6: 477-493.
- CROWE, L. K. 1971. The polygenic control of outbreeding in *Borago officinalis*. *Heredity* 27: 111- 118.
- CRUDEN, R. W. 1977. Pollen- ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31(1): 32- 46.
- Pollen grains: why so many?. *Plant Systematics and Evolution* 222: 143-165.
- CRUDEN, R.W. & K.G. JENSEN, 1979. Viscin threads, pollination efficiency and low pollen-ovule ratios. *American Journal of Botany* 66(8): 875-879.
- CULLEY, T.M., L.E. WALLACE, K.M. GENGLER-NOWAK & D.J. CRAWFORD, 2002. A comparison of two methods of calculating G_{ST} , a genetic measure of population differentiation. *American Journal of Botany* 89: 460-465.
- CUNNINGHAM, S.A., 2000. What determines the number of seed produced in a flowering event?. A case study of *Calyptranthes ghiesbreghtiana* (Arecaceae). *Australian Journal of Botany* 48, 659-665.
- DAFNI, A. & P.G. KEVAN, 1996. Floral symmetry and nectar guides: ontogenetic constraints from floral development, colour pattern rules, and functional significance. *Botanical Journal of the Linnean Society* 120: 371-377.
- DAFNI, A. & P.G. KEVAN, 1997. Flower size and shape: implications in pollination. *Israel Journal of Plant Sciences* 45: 201- 211.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination Ecology: A Practical Approach*. Oxford University Press.
- DARWIN, CH. 1887. Life and Letters. F. Darwin (ed.).
- 1859. The origin of the species. Ed. Murray, London.
- 1871. The descent of man and selection in relation to sex, 2 vols. Ed. Murray, London.
- 1876. The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom. Ed. Murray, London.
- 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London. Ed. Murray, London.

- DE COINCY, A. 1903. Les *Echium* de la section *Pachylepis* sect. nov. *Bulletin of the Boissier Herbarium* série 2, 4: 261- 277, 488- 499.
- DE JONG, T.J. 2000. From pollen dynamics to adaptive dynamics. *Plant Species Biology* 15: 31- 41.
- DE JONG, T. J. & P.G.L. KLINKHAMER, 1989. Limiting factors for seed production in *Cynoglossum officinale*. *Oecologia* (Berlin) 80: 167- 172.
- 1994. Plant size and reproductive success through female and male function. *The Journal of Ecology* 82(2): 399-402.
- DE JONG, T.J., P.G.L. KLINKHAMER & J.L.H. HEIDEN, 2000. The evolution of generation time in metapopulations of monocarpic perennial plants: some theoretical considerations and the example of the rare thistle *Carlina vulgaris*. *Evolutionary Ecology* 14: 213- 231.
- DE JONG, T.J., P.G.L. KLINKHAMER & M.C.J. RADEMAKER, 1999. How geitonogamous selfing affects sex allocation in hermaphrodite plants. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 166-176.
- DE LA BANDERA, M.C. & A. TRAVESET, 2005. Breeding system and spatial variation in the pollination biology of the heterocarpic *Thymelaea velutina* (Thymelaeaceae). *Plant Systematics and Evolution* 257 (1-2): 9-23.
- DEJOOODE, D.R. & J.F. WENDEL, 1992. Genetic diversity and origin of the Hawaiian Island cotton, *Gossypium tomentosum*. *American Journal of Botany* 79: 1311-1319.
- DEL ARCO, M. J. & R. GONZÁLEZ GONZÁLEZ, 2003. El bioclima de Gran Canaria. En: O. Rodríguez Delgado (coord.), *Apuntes de Flora y Vegetación: Guía de la excursión geobotánica de las XIX Jornadas de Fitosociología y Simposio Internacional de la FIP*, 33-39 pp. Cabildo de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria.
- DEL ARCO, M. J., M. SALAS, J.R. ACEBES, M.C. MARRERO, J. REYES-BETANCORT & P.L. PÉREZ DE PAZ, 2002. Bioclimatology and climatophilous vegetation of Gran Canaria (Canary Islands). *Annales Botanici Fennici* 39: 15-41.
- DELGADO, J.D., J.R. ARÉVALO & J. M. FERNÁNDEZ- PALACIOS, 2002. Fragmentación de los ecosistemas forestales. En: J. M. Fernández- Palacios & J. L. Martín Esquivel (eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, 173- 179 pp. Ediciones Turquesa. Madrid.
- 2004 Consecuencias de la fragmentación viaria: efectos de borde en la laurisilva y pinar de Tenerife. En: J. M. Fernández- Palacios & C. Morici (eds.), *Ecología Insular. Island Ecology*, 181- 225 pp. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET)- Cabildo Insular de La Palma.
- DELPH, L.F., 1990. Sex- ratio variation in the gynodioecious shrub *Hebe strictissima* (Scrophulariaceae). *Evolution* 44: 134- 142.
- 1996. Flower size dimorphism in plant with unisexual flowers. In: D.G. Lloyd & S.C.H. Barret (eds), *Floral Biology*, 217-235 pp. Ed. Chapman & Hall. London.
- DELPH, L.F., M.F. Bailey & D.L. MARR, 1999. Seed provisioning in gynodioecious *Silene acaulis* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* 86(1): 140-144.
- DEVLIN, B. & A.G. STEPHENSON, 1984. Factors that influence the duration of the staminate and pistillate phases of *Lobelia cardinales* flowers. *Botanical Gazette*. 145(3): 323-328.

- DIERINGER, G., 1991. Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 78(4): 497-503.
- DULBERGER, R., 1993. Dulberger, R. Floral dimorphism in *Anchusa hybrida* Ten. *Israel Journal of Botany* 19: 37-41.
- DUPONT, Y. L., D.M. HANSEN, D. M., J.T. RASMUSSEN & J.M. OLESEN, 2004a. Evolutionary changes in nectar sugar composition associated with switches between bird and insect pollination: the Canarian bird- flower element revisited. *Functional Ecology* 18: 670- 676.
- DUPONT, Y.L., D.M. HANSEN, A. VALIDO & J.M. OLESEN. 2004b. Impact of introduced honey bees on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. *Biological* 118(3): 301-311.
- EHRENDORFER, F. 1979. Reproductive Biology in Island Plants. *In*: D. Bramwell (ed.), *Plants and Islands*, 171- 199 pp. Academic Press. London.
- ELLE, E. & R. CARNEY, 2003. Reproductive assurance varies with flower size in *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 90: 888-896.
- ELLSTRAND, N.C. & D.R. ELLAM, 1993. Population genetic consequences of small population size : implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217- 242.
- ERBAR, C. & M. LANGLOTZ, 2005. Pollen to ovule ratios: standard or variation- a compilation. *Botanical Jahrbuch of Systematics* 126 (1): 71- 132.
- ERBAR, C., 1991. Sympetaly- a systematic character?. *Botanische Jahrbücher* 112: 417- 451,
- FAEGRI & VAN DER PIJL, 1971. *The Principles of Pollination Ecology*. Oxford Pergamon Press. 2ª ed.
- FALCONER, D.S. 1990. *Introducción a la genética cuantitativa*. Compañía Editorial Continental, S.A. México.
- FEBLES, R., 1989. Estudios en la flora macaronésica: algunos números de cromosomas. VI. *Botánica Macaronésica* 17: 57-76.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, Á. & M. MARRERO GÓMEZ, 2000. Conservación de recursos genéticos vegetales del monte verde canario. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*. Fuera de serie nº 2.
- FERNÁNDEZ PALACIOS, J.M. & E. DIAS, 2002. Marco biogeográfico macaronésico. *En*: J. M. Fernández- Palacios & J. L. Martín Esquivel (eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, 42- 52 pp. Ediciones Turquesa. Madrid.
- FERNÁNDEZ- PALACIOS, J.M. 2004. Introducción a las islas. *En*: J.M. Fernández- Palacios & C. Morici (eds.), *Ecología Insular. Island Ecology*, 21- 56 pp. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET) & Excmo. Cabildo Insular de La Palma.
- FERNÁNDEZ- PALACIOS, O., J. PÉREZ DE PAZ, R. FEBLES & J. CAUJAPÉ- CASTELLS, 2004. Diversidad genética en *Parolinia*: *P. glabriuscula* y *P. platypetala* (Brassicaceae: Matthioleae). *Botánica Macaronésica* 25: 143- 160.
- FERNANDOPULLÉ, D, 1976. Climatic characteristics of the Canary Islands. *In*: Kunkel, G. (ed.), *Biogeography and Ecology in the Canary Islands*, 185- 206 pp. Dr. W. Junk b.v. Publishers. The Hague.

- FINER, M.S. & M.T. MORGAN, 2003. Effects of natural rates of geitonogamy on fruit set in *Asclepias speciosa* (Apocynaceae): evidence favoring the plant's dilemma. *American Journal of Botany* 90(12): 1.746- 1.750.
- FONT QUER, P., 2000. *Diccionario de Botánica*. Ediciones Península. Barcelona.
- FRANCISCO- ORTEGA, J., A. SANTOS-GUERRA, S.C. KIM, & D.J. CRAWFORD, 2000. Plant genetic diversity in the Canary Islands: a conservation perspective. *American Journal of Botany* 87(7): 909- 919.
- FRANKHAM, R., 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations?. *Heredity* 78: 311- 327.
- 1998. Inbreeding and extinction: island populations. *Conservation biology* 12: 665- 675.
- FRISCH, K. V. 1984. La vida de las abejas. Editorial Labor, S.A. 4ª edición.
- FRITZ, M., 2006. Fortalecimiento del marco global para la acción- el Convenio sobre la Diversidad Biológica. *Natura* 2000 20:3.
- GALETTO, L., A. FIONI & A. CALVIÑO, 2002. Éxito reproductivo y calida de los frutos en poblaciones del extremo sur de la distribución de *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *Darwiniana* 40(1-4): 25-32.
- GARCÍA CASANOVA, J., J.L. RODRÍGUEZ LUENGO & C. RODRÍGUEZ PIÑERO, 2002. Especies Amenazadas. En: J. M. Fernández- Palacios & J. L. Martín Esquivel (eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, 167- 172 pp. Ediciones Turquesa. Madrid.
- GARCÍA GALLO, A., 2000. El xenófito *Pennisetum setaceum* en las islas Canarias (Magnoliophyta, Poaceae). *Vieraea* 27: 133-158.
- GARCÍA MONTTOYA, F. & MUÑOZ ÁLVAREZ, J.M., 1988. Ginodioecia en *Teucrium fruticans* L. Comparación entre formas mf y ms. *Lagascalia* 15(extra):691- 696.
- GARCÍA- TALAVERA, F., 1997. Las Canarias orientales y la vecina costa africana en el Holoceno. *Eres* 7: 55-63.
- GELDMACHER, J. K., P. HOERNLE, P. VAN DEN BOGAARD, G. ZANKL & D. GARBE- SCHÖNBERG, 2001. Earlier history of the ? 70- Ma- old Canary hotspot based on the temporal and geochemical evolution of the Selvagen Archipelago and neighbouring seamounts in the eastern North Atlantic. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 111: 55-87.
- GIBBS, P.E., 1971. Taxonomic studies on the genus *Echium*. I. An outline revision of the spanish species. *Lagascalia* 1: 27-82.
- 1986. Do homomorphic and heteromorphic self- incompatibility systems have the same sporophytic mechanism??. *Plant Systematics and Evolution* 154: 285- 323.
- 1988. Self-incompatibility mechanisms in flowering plants: some complications and clarifications. *Lagascalia* 15 (Extra): 17-28.
- GIGORD, L.D.B., M.R. MACNAIR & A. SMITHSON, 2001 Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98(11): 6253-6255
- GITZENDANNER, M.A. & P.S. SOLTIS, 2000. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany* 87(6): 783- 792.

- GIURFA, M., A. DAFNI & P.R. NEAL, 1999. Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems. *International Journal of Plant Sciences* 160 (6 Suppl.): S41-S50.
- GIURFA, M., M. VOROBYEV, P. KEVAN & R. MENZEL, 1996. Detection of coloured stimuli by honeybees: minimum visual angles and receptor specific contrasts. *J. Comp. Physiol.* 178: 699- 709.
- GLOVER, B.J. & C. MARTIN, 1998. The role of petal cell shape and pigmentation in pollination success in *Antirrhinum majus*. *Heredity* 89: 778-784.
- GÓMEZ CAMPO, C. (ed.), 1996. *Libro Rojo de Especies Vegetales Amenazadas de las Islas Canarias*. Viceconsejería de Medio Ambiente. Gobierno de Canarias. Santa Cruz de Tenerife. 663 pp.
- GÓMEZ, J.M. & R. ZAMORA, 2003. Intrafruit pattern of seed production in *Hormatophylla spinosa*. *Plant Systematics and Evolution* 239: 215- 229.
- GONZÁLEZ BERNÁLDEZ, F. 1981. *Ecología y Paisaje*. Editorial Blume. Madrid. 255 pp.
- GORI, D.F., 1989. Floral colour change in *Lupinus argenteus* (Fabaceae): Why should plants advertise the location of unrewarding flowers to pollinators?. *Evolution* 43: 870- 881.
- GOTTLIEB, L. D., 1977. Electrophoretic evidence and plant systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64: 161- 180.
- GOTTSBERGER, G., 1971. Colour change of petals in *Malva viscaria* flowers. *Acta Botanica Neerlandica* 20(4): 381-388.
- GRANT, P. R., 1998. Radiations, communities, and biogeography. In: P.R. Grant (ed.), *Evolution on Islands*, 196- 209 pp. Oxford University Press.
- GRINDELAND, J.M., N. SLETVOLD & R.A. IMS, 2005. Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology* 19 (3): 383-390.
- GUITIÁN, J., 1993. Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) produces more flowers than fruits?. *American Journal of Botany* 80(11): 1305-1309.
- GUITIÁN, J., P. GUITIÁN & L. NAVARRO, 1993. Tamaño del núcleo de población y polinización en *Echium plantagineum* L. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 51(1): 65-72.
- 1996. Fruit set, fruit reduction, and fruiting strategy in *Cornus sanguinea* (Cornaceae). *American Journal of Botany* 83(6): 744- 748.
- HAMRICK, J. L., M.J.W. GODT, D.A. MURAWSKI & M.D. LOVELESS, 1991. Correlation between species traits and allozyme diversity. In: D.A. Falk & K.E. Holsinger (eds.), *Genetics and conservation of rare plants* pp. 75-86. Oxford University Press, New York.
- HAMRICK, J.L., Y.B. LINHART & J.B. MITTON, 1979. Relationships between life history characteristic and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 173- 200.
- HAMRICK, J.L. & M.J.W.GODT, 1996. Conservation genetics of endemic plant species. In: J.C. Avise & K.E. Holsinger (eds), *Plant life histories: ecology, phylogeny and evolution* pp. 281- 304. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- HAMRICK, J.L. & M.J.W. GODT, 1989. Allozyme diversity in plant species. In: A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler & B.S. Weir (eds.), *Plant population genetics, breeding and germplasm resources*, 43-63 pp. Sunderland: Sinauer Associates Inc. M.A.

- HAMRICK, J.L., 1982. Plant population genetics and evolution. *American Journal of Botany* 69(10):1.685- 1.693.
- 1983. The distribution of genetic variation within and among natural plant populations. *In: S.M. Chambers & C.M. Schonewald-Cox (eds), Genetics and Wild Population Management*, 335-348 pp. Addison-Wesley, New York.
- 1989. Analysis of genetic structure in plant populations. *In: D.E. Soltis & P.S. Soltis (eds.), Isozymes in Plant Biology*, 87-105. Dioscorides Press, Portland Oregon.
- HAMRICK, J.L., M.J.W. GODT, D.A. MOROWSKI & M.D. LOVELESS, 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. *In: D.A. Falk & H.E. Holsinger (eds.), Genetics and conservation of rare plants*, 75- 86 pp. Oxford University Press. New York, USA.
- HARDER, D. L., C.Y. JORDAN, W.E. GROSS, & M.B. ROUTLEY, 2004. Beyond floricentrism: the pollination function of inflorescences. *Plant Species biology*, 19: 137- 148.
- HARDER, L.D. & S.C.H. BARRETT, 1995. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature* 373 (9): 512- 515.
- HEINRICH, B. 1979. Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. *Oecologia* 40: 235-45.
- HENDRIX, S.D. & KYHL, J.F. 2000. Population size and reproduction in *Phlox pilosa*. *Conservation Biology* 14(1): 304-313.
- HERLICHY, CH.R. & CH. G. ECKERT, 2004. Experimental dissection of inbreeding and its adaptive significance in a flowering plant, *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *Evolution*, 58(12): 2.693- 2.703.
- HERRERA, C.H., 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. *In: D.G. Lloyd and S.C.H. Barrett (eds.), Floral Biology*, 65- 87 pp. Chapman & Hall, London.
- HERRERA, C.M., 1991. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* 72(4): 1436- 1448.
- HESLOP-HARRISON, Y., 1981. Stigma characteristics and angiosperm taxonomy. *Nordic Journal of Botany* 1 (3): 401- 420.
- HESSE, M., S. VOGEL & HALBRITTER, H. 2000. Thread-forming structures in angiosperm anthers: their diverse role in pollination ecology. *Plant Systematics and Evolution* 222: 281- 292.
- HOLSINGER, K.E. & L.D. GOTTLIEB, 1991. Conservation of rare and endangered plants populations. *In: D.A. Falk & K.E. Holsinger (eds.), Genetics and conservation of rare plants*. Oxford University Press, New York.
- HOLSINGER, K.E., 1992. Ecological models of plant mating systems and the evolutionary stability of mixed mating systems. *In: R. Wyatt (ed.), Ecology and Evolution of Plant Reproduction*, 169- 191 pp. Chapman & Hall, London.
- HUCK, R.B., 1992. Overview of pollination biology in the *Lamiaceae*. *In: R.M. Harley & T. Reynolds (eds), Advances in Labiate Science*, 167-181 pp. Royal Botanic Gardens, Kew.
- HUME, P.E., 2004. Islands, invasions and impacts: a mediterranean perspective. *In: J.M. Fernández- Palacios & C. Morici (eds.), Ecología Insular. Island Ecology*, 359-383 pp. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET) & Excmo. Cabildo Insular de La Palma.

- HUMPHRIES, C.J., 1979. Endemism and evolution in Macaronesia. *In*: D. Bramwell (ed.), *Plants and Islands* pp. 171- 199. Academic Press, Londres.
- HUSBAND, B.C. & D.W. SCHEMSKE, 1996. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution* 50: 54- 70.
- I.T.G.E. (Instituto Tecnológico Geominero de España), 1992. *Memoria y mapa geológico de España, E: 1:100.000. Gran Canaria: hoja nº 21-21/ 21-22*. Primera Edición. Proyecto MAGNA. Ministerio de Educación y Ciencia. Madrid.
- IDA, T.Y. & G. KUDO, 2003. Floral color change in *Weigela middendorffiana* (Caprifoliaceae): reduction of geitonogamous pollination by bumble bees. *American Journal of Botany* 90: 1.751- 1.757.
- INOUE, K., M. MASAYUKI & M. MASUDA, 1996. Evolution of *Campanula* flowers in relation to insect pollinators on islands. *In*: D.G. Lloyd & S.C.H. Barrett (eds.), *Floral biology* pp. 377-400. Chapman & Hall, London.
- IRIONDO, J.M. (coord.), M.J. ALBERT, Á. BAÑARES, M. DE LA CRUZ, F. DOMÍNGUEZ, A. ESCUDERO, M.B. GARCÍA, D. GUZMÁN, M. MARRERO, J.C. MORENO, H. SAINZ, F. TAPIA, & E. TORRES, 2003. *Manual de metodología de trabajo corológico y demográfico. Versión 4.2*. Documento inédito. TRAGSA. Dirección General para la Conservación de la Naturaleza. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. 46 pp.
- IRWIN, R.E. & S.Y. STRAUSS, 2005. Flower color microevolution in wild radish: evolutionary response to pollinator- mediated selection. *The American Naturalist* 165(2): 225-237.
- IRWIN, R.E., S.Y. STRAUSS, S. STORZ, A. EMERSON & G. GUIBERT, 2003. The role of herbivores in the maintenance of a flower color polymorphism in wild radish. *Ecology* 84(7): 1.733- 1.743.
- ISHII, H.S. & S. SAKAI, 2002. Temporal variation in floral display size and individual floral sex allocation in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae). *American Journal of Botany* 89: 441-446.
- IUCN, 2001. *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. ii + 33pp.
- IWARSSON, M., 1979. Pollen from bills of African sunbirds (Nectariniidae). *Botanical Notes* 132: 349- 355.
- IWASA, Y., T.J. DE JONG, & P.G.L. KLINKHAMER, 1995. Why pollinators visit only a fraction of the open flowers on a plant: The plant's point of view. *Journal of Evolutionary Biology*, 8: 439-453.
- JANZEN, D.H., 1977. A note on optimal mate selection by plants. *The American Naturalist* 111: 365- 371.
- JOHNSTON, I. M. 1953. Studies in the *Boraginaceae*, XXV. A revaluation of some genera of the *Lithospermeae*. *Journal of the Arnold Arboretum*, vol. xxxiv: 258-299.
- 1954. Studies in the *Boraginaceae*, XXVII. Some general observations concerning the *Lithospermeae*. *Journal of the Arnold Arboretum*. Vol. XXXV. Pp: 158- 166.
- KARRON, J.D., 1987. A comparison of levels of genetic polymorphism and self- compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. *Evolutionary Ecology* 1: 47 58.
- KAY, Q.O.N., 1978. The role of preferential and assortative pollination in the maintenance of flower colour polymorphism. *In*: A.J. Richards (ed.), *The Pollination of Flowers by Insects*, 175- 190. Academic Press, London.

- KAYE, T.N., 1999. From flowering to dispersal: reproductive ecology of an endemic plant, *Astragalus australis* var. *olympicus* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 86(9): 1248-1256. 1999.
- KEASAR, T., Y. BILU, U. MOTRO & A. SHMIDA, 1997. Foraging choices of bumblebees on equally rewarding artificial flowers of different colors. *Israel Journal of Plant Sciences*, 45: 223- 233.
- KEPHART, S., 1990. Starch gel electrophoresis of plant isozymes: a comparative analysis of techniques. *American Journal of Botany* 77(5): 693-712.
- KEVAN, P.G., 1972. Floral colors in the high arctic with reference to insect-flower relations and pollination. *Canadian Journal of Botany* 50: 2289-2316.
- KIM S.CH., D.J. CRAWFORD, J. FRANCISCO- ORTEGA, & A. SANTOS-GUERRA, 1999. Adaptive radiation and genetic differentiation in the woody *Sonchus* alliance (Asteraceae: Sonchinae) in the Canary Islands. *Plant Systematics and Evolution* 215: 101- 118.
- KLINKHAMER, P.G.L., T.J. DE JONG & H. METZ, 1994. Why Plants can be too attractive. A discussion of measures to estimate male fitness. *The Journal of Ecology* 82 (1): 191- 194.
- 1997. Sex and size in cosexual plants. *Tree* 12 (7): 260- 265.
- KLINKHAMER P.G.L, T.J. DE JONG & R.A. WESSELINGH, 1991. Implications of differences between hermaphrodite and female flowers for attractiveness to pollinators and seed production. *Netherlands Journal of Zoology* 41 (2-3): 130-143.
- KLINKHAMER, P.G.L., T.J. DE JONG & H.W. NELL, 1994b. Limiting factors for seed production and phenotypic gender in the gynodioecious species *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 71 (3): 469-478.
- KLINKHAMER, P.G.L. & P.P. VAN DER LUGT, 2004. Pollinator service only depends on nectar production rates in sparse populations. *Oecologia* 140 (3): 491-494.
- KLINKHAMER, P.G.L. & T.J. DE JONG, 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos*, 57: 399- 405.
- KLINKHAMER, P.G.L., T.J. DE JONG & L.A. LINNEBANK, 2001. Small-scale spatial patterns determine ecological relationships: an experimental example using nectar production rates. *Ecology letters* 4 (6): 559-567.
- KLINKHAMER, P.G.L., T.J. DE JONG, & E.V. VAN DER MEIJDEN, 1988. Production, dispersal and predation of seeds in the biennial *Cirsium vulgare*. *The Journal of Ecology* 76 (2): 403- 414.
- KNOCH, H., 1923. Vagandi Mos. Reisekizzen eines Botanikers. I. Die Kanarische Inseln. *Vagandi Mos*: 1-304.
- KOHN, J. R., 1988. Why be female?. *Nature* 335: 431- 433.
- KORBECKA, G., P.G.L. KLINKHAMER & K. VRIELING, 2002. Selective embryo abortion hypothesis revisited - A molecular approach. *Plant Biology* 4 (3): 298-310.
- KRAEMER, M. & U. SCHMITT, 1997. Nectar production patterns and pollination of the Canarian endemic *Echium wildpretii* Pearson ex. Hook. fil. *Flora* 192: 217-221.
- KUNKEL, G., 1969a. Exsiccati Selecti Floreae Canariensis. *Cuadernos de Botánica Canaria*, 7: 26-54.
- 1969b. Notas Misceláneas. *Cuadernos de Botánica Canaria*, 5: 45-51.

- 1972. Sobre el hallazgo del Drago (*Dracaena draco*) en Gran Canaria. *Cuadernos de Botánica Canaria* 14/15: 39-42.
 - 1973. Notes on the Genus *Leucophaë* Webb & Berth. (*Lamiaceae*) in the Canary Islands. *Cuadernos de Botánica Canaria* 18/19: 65-74.
 - 1976a. *Echium onosmaefolium* Webb & Berth. ssp. *spectabile* Kunkel, ssp. nov. *Cuadernos de Botánica Canaria* 26/ 27: 77-78.
 - 1976b. Gran Canaria, Tenerife y La Gomera: Notas Florísticas y Adiciones. *Cuadernos de Botánica Canaria* 26/27: 75-81.
 - 1977. Endemismos canarios. Inventario de las plantas vasculares endémicas en la provincia de Las Palmas. *ICONA Monografías* 15: 1-436.
- KUNKEL, M.A. & G. KUNKEL, 1979. *Flora de Gran Canaria. Tomo IV. Los sub-arbustos*, pp. 58-63. Ed. Excelentísimo Cabildo Insular de Gran Canaria. Las Palmas.
- LAMONT, B., 1985. The significance of flower colour change in eight co-occurring shrub species. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 90: 145- 155.
- LEE, T.D. & F.A. BAZZAZ., 1982. Regulation of fruit maturation pattern in an annual legume, *Cassia fasciculata*. *Ecology*, 63(5): 1.374-1.388.
- LEHRER, M., 1997. Honeybee's use of spatial parameters for flower discrimination. *Israel Journal of Plant Sciences* 45: 157- 167.
- LEISS, K.A. & P.G.L. KLINKHAMER, 2005a. Genotype by environment interactions in the nectar production of *Echium vulgare*. *Functional Ecology* 19 (3): 454-459.
- 2005b. Spatial distribution of nectar production in a natural *Echium vulgare* population: Implications for pollinator behaviour. *Basic and Applied Ecology* 6 (4): 317-324.
- LEISS, K.A., K. VRIELING & P.G.L. KLINKHAMER, 2004. Heritability of nectar production in *Echium vulgare*. *Heredity* 92 (5): 446-451.
- LEMS, K. & C.M. HOLZAPFEL, 1968a. Evolution in the Canary Islands II. Revision of the annual and biennial species of *Echium* (*Boraginaceae*". *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 95: 37-57.
- 1968b. Evolution in the Canary Islands. I. Phylogenetic relations in the genus *Echium* (*Boraginaceae*) as shown by trichome development". *Botanical Gazette*, 129(2): 95-107.
- 1971. Adaptation of growth form in *Echium leucophaeum* (*Boraginaceae*). *Ecology* 52 (3): 499- 506.
- LEWIS, P.O. & R. WHITKUS, R. 1993. Genestat- PC, version 3.3. North Carolina State University Raleigh. North Carolina.
- LID, J., 1968. Contributions to the Flora of Canary Islands. *Skr. norske Vidensk-Akad. mat.-nat. Kl.* 23: 1-212 (2 p. expl. pls.).
- LINDINGER, K., 1926. Beiträge zur Kenntnis von Vegetation und Flora der kanarischen Inseln. *Abh. Auslandsk., Reihe C, Naturwiss (Beitr. Veg. u. Fl.Kanar. Ins.)* 8: (ii-ix), 1-350.
- LLOYD, D.G. & C.J. WEBB, 1977. Secondary sex characters in plants. *The Botanical Review* Vol. 43(2): 177-211.

- LLOYD, D.G. & J.M.A. YATES, 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution* 36: 903- 913.
- LLOYD, D.G., 1985. Progress in understanding the natural history of New Zealand plants. *New Zealand Journal of Botany* 23: 707- 722.
- 1992. Evolutionarily stable strategies of reproduction in plants: who benefits and how?. In: R. Wyatt (ed.), *Ecology and Evolution of Plant Reproduction*. Chapman & Hall, London.
- LÖNN, E., 1990. Revision of the three *Boraginaceae* genera *Echiochilon*, *Ogastemma* and *Cericostoma*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 130: 185- 259.
- LOVELESS, M.D. & J.L. HAMRICK, 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 65- 95.
- LUIKART, G. & J.M. CORNUET, 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data. *Conservation Biology* 12: 228- 237.
- LUNAU, K., 1996. Unidirectionality of floral colour changes. *Plant Systematics and Evolution* 200: 125-140.
- LUNAU, K., 2000. The ecology and evolution of visual pollen signals. *Plant Systematics and Evolution* 222: 89- 111.
- MAAD, J. & L.G. REINHAMMAR, 2004. Incidence of geitonogamy differs between two populations in the hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia* (Orchidaceae). *Canadian Journal of Botany- Revue Canadienne de Botanique* 82 (11): 1586-1593.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. Princeton.
- MALO, J.E., J. BAONZA & F. SUÁREZ, 1995. Diferencias intra e interpoblacionales, y entre años, en la morfología floral de *Cytisus scoparius* (L.) Link. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 53:33-40.
- MANKTELOW, M., 2000. The filament curtain: a structure important to systematic and pollination biology in the *Acanthaceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 129-160.
- MARKERT, C. L. & F. MÖLLER, 1959. Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic and species specific patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 45: 753- 763.
- MARRERO GÓMEZ, M., E. CARQUÉ ÁLAMO & Á. BAÑARES BAUDET, 1998. La conservación de la flora canaria: el caso del tajinaste azul de La Gomera. *Quercus* 154: 38- 42.
- 2002. Metodología del seguimiento de las poblaciones de especies vegetales amenazadas en los Parques Nacionales Canarios: demografía, dinámica y viabilidad poblacional. En: Á. Bañares Baudet (coord.) *Biología de la conservación de las plantas amenazadas* pp. 193-224. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- 2004. Ficha Roja de *Echium acanthocarpum* Svent. En: Á. Bañares, G. Blanca, J. Güemes, J.C. Moreno & S. Ortiz (eds.), *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España*, 228- 229 pp. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid, 1.072 pp.

- MARRERO GÓMEZ, M.V., Á. BAÑARES BAUDET & E. CARQUÉ ÁLAMO, 2003. Plant resource conservation planning in protected natural areas. An example from Canary Island. *Biological Conservation* 113(3): 399- 410.
- 2005. Especies introducidas en Canarias. La gran amenaza para la biodiversidad. *Conservación Vegetal* 9: 4-6.
- MARRERO GÓMEZ, M.V., J.R. ARÉVALO, Á. BAÑARES BAUDET & E. CARQUÉ ÁLAMO, 2000. Study of the establishment of the endangered *Echium acanthocarpum* (Boraginaceae) in the Canary Islands. *Biological Conservation* 94: 183-190.
- MARRERO RODRÍGUEZ, Á., 1984. Sobre plantas relictas de Gran Canaria: Comentarios corológicos-ecológicos. *Botánica Macaronésica* 12/13: 51-62.
- 1995. *Heteropogon concertus* (L.) Roem.et Schult. (Poaceae), en las Islas Canarias. *Botánica Macaronésica* 21: 28-34.
- 2004. Procesos evolutivos en plantas insulares, el caso de Canarias. *En*: J.M. Fernández- Palacios & C. Morici (eds.), *Ecología Insular. Island Ecology*, 305- 356 pp. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET) & Excmo. Cabildo Insular de La Palma.
- MARTÍN ESQUIVEL, J.L., P. FERNÁNDEZ BISSON & M. ARECHAVALETA, 2002. El Banco de Datos de Biodiversidad. *En*: J. M. Fernández- Palacios & J. L. Martín Esquivel (eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y Conservación*, 415- 420 pp. Ediciones Turquesa. Madrid.
- MÁRZOL, V., 2002. El clima. *En*: Fernández- Palacios, J.M. & Martín Esquivel, J.L. (eds.), *Naturaleza de las Islas Canarias. Ecología y conservación*, 87-89 pp. Ediciones Turquesa. Madrid.
- MAYA, P., 1988. Datos sobre la germinación de especies canarias. *Botánica Macaronésica* 16: 67-80.
- MÉDAIL, F. & P. QUÉZEL, 1997. Hotspots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 112-127.
- 1999. Biodiversity Hotspots in the Mediterranean Basin: Setting Global Conservation Priorities. *Conservation Biology* 13(6): 1510-1513.
- MEDAN, D. & G. PONESSA, 2003. Movement- assisted dichogamy in *Atamisquea emarginata* (Capparaceae). *Plant Systematics and Evolution* 236: 195-205.
- MELÉNDEZ- ACKERMAN, E. J., 1997. Patterns of color and nectar variation across an *Ipomopsis* (Polemoniaceae) hybrid zone. *American Journal of Botany* 84(1): 41-47.
- MELSER, CH. & P.G.L. KLINKHAMER, 2001. Selective seed abortion increases offspring survival in *Cynoglossum officinale* (Boraginaceae). *American Journal of Botany* 88(6): 1033-1040. 2001.
- MELSER, CH., A. BIJLEVELD & P.G.L. KLINKHAMER, 1999. Late-acting inbreeding depression in both male and female function of *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Heredity* 83: 162- 170.
- MELSER, CH., M.C.J. RADEMAKER & P.G.L. KLINKHAMER, 1997. Selection on pollen donors by *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Sexual Plant Reproduction* 10 (5): 305-312.
- MERRETT, M.F, CLARKSON, B.D. & J.L. BATHGATE, 2002. Ecology and conservation of *Alseuosmia quercifolia* (Alseuosmiaceae) in the Waikato region, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 40: 49-63.

- MILLER, J.S. & VENABLE, D.L., 2003. Floral morphometrics and the evolution of sexual dimorphism in *Lycium* (Solanaceae). *Evolution* 57(1): 74-86.
- MOELINO, B.M., 1987. Changing of U.V.- light pattern of flowers of *Echium plantagineum* during senescence: optical signals for bees and bumblebees. *Acta Botanica Neerlandica* 36: 139.
- MONTELONGO PARADA, V. & MORALEDA, 1979. *Cheirolophus falcisectus* una nueva especie de Asteraceae de Gran Canaria. *Botánica Macaronésica* 5: 67-76.
- MORA VICENTE, S. 2004. Ficha Roja de *E. callithyrsum* Webb. En: Á. Bañares, G. Blanca, J. Güemes, J.C. Moreno & S. Ortiz (eds.), *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España*, 887 pp. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid, 1.072 pp.
- MORA VICENTE, S., N. URDIALES PERALES & F. TAPIA, 2004. Ficha Roja de *Echium onosmifolium* ssp. *spectabile* Kunk. En: Á. Bañares, G. Blanca, J. Güemes, J.C. Moreno & S. Ortiz (eds.), *Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España*, 684- 685 pp. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Madrid, 1.072 pp.
- MORICI, C. 2004. Palmeras e islas: La insularidad en una de las familias más diversas del reino vegetal. En: J. M. Fernández- Palacios & C. Morici (eds.), *Ecología Insular. Island Ecology*, 81-122 pp. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET)- Cabildo Insular de La Palma.
- MYERS, N., R.A. MITTERMELER, C.G. MITTERMELER, G.A.B. FONSECA & J. KENT, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- NARANJO CIGALA, A., 2001. La vegetación del Paisaje Protegido de Las Cumbres (Gran Canaria, islas Canarias): El matorral de leguminosas (*Telino-Adenocarpion*, *Andrya-lo-Ericetalia*, *Pruno-Lauretea*). *Vieraea* 29: 59-70.
- NARANJO SUÁREZ, J., B. NAVARRO VALDIVIELSO, J. NAVARRO DÉNIZ & D. BRAMWELL, 2004. Atlas de la Flora de Gran Canaria. *Botánica Macaronésica* 25: 189- 196.
- NAVARRO, L., J. GUITIÁN & P. GUITIÁN, 1993. Reproductive biology of *Petrocoptis grandiflora* Rothm. (Caryophyllaceae), a species endemic to Northwest Iberian Peninsula. *Flora* 188: 253- 261.
- NAVARRO, L.M, 1996. Fruit-set and seed weight variation in *Anthyllis vulneraria* subsp. *vulgaris* (Fabaceae). *Plant Systematics and Evolution* 201: 139-148.
- NE'EMAN, G. & R. NESHER, 1995. Pollination ecology and the significance of floral color change in *Lupinus pilosus* L. (Fabaceae). *Israel Journal of Botany* 43: 135- 145.
- NEAL, P.R. & G.J. ANDERSON, 2005. Are “mating systems” “breeding systems” of inconsistent and confusing terminology in plant reproductive biology? or is it the other way around?. *Plant Systematics and Evolution* 250: 173-185.
- NEEL, M.C., 2002. Conservation implications of the reproductive ecology of *Agalinis acuta* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 89(6): 972-980.
- NEEL, M.C., ROSS-IBARRA, J. & N.C. ELLSTRAND, 2001. Implications of mating patterns for conservation of the endangered plant *Eriogonum ovalifolium* var. *vineum* (Polygonaceae). *American Journal of Botany* 88(7): 1.214- 1.222.
- NEI, M., 1973. Analisis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciencies of the USA*, 3.321- 3.3.23.

- Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583- 590.
- NICHOLLS, M.S., 1987. Spatial pattern of ovule maturation in the inflorescence of *Echium vulgare*: demography, resource allocation and the constraints of architecture. *Biological Journal of the Linnean Society* 31: 247-256.
- NIOVI JONES, K. & J.S. REITHEL, 2001. Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental populations of *Antirrhinum* (*Scrophulariaceae*). *American Journal of Botany* 88(3): 447- 454.
- NOGALES HIDALGO, M., 1992. Efecto de las cabras cimarronas (*Capra hircus* L.) en la flora endémica de los pinares de Pajonales, Ojeda e Inagua (Gran Canaria). *Botánica Macaronésica* 19-20: 79-86.
- OBERRATH, R. & K. BOHNING- GAESE, 1999. Floral color change and the attraction of insect pollinators in lungwort (*Pulmonaria collina*). *Oecologia* 121(3): 383- 391.
- OHASHI, K. & T. YAHARA, 1998. Effects of variation in flower number on pollinator visits in *Cirsium purpuratum* (*Asteraceae*). *American Journal of Botany* 85(2): 219-224.
- 2002. Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: counter-intuitive behaviour of nectar- collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. *Functional Ecology* 16: 492- 503.
- OHASHI, K. 2002. Consequences of floral complexity for bumblebee-mediated geitonogamous self-pollination in *Salvia nipponica* Miq. (*Labiatae*). *Evolution* 12: 2414-2423.
- OLENSEN, J.M. 1979. Floral morphology and pollen flow in the heterostylous species *Pulmonaria obscura* Dumort (*Boraginaceae*). *New Phytologist* 82: 757-767.
- 1988. Floral biology of the Canarian *Echium wildpretii*: bird- flower or a water resource to desert bees. *Acta Botanica Neerlandica* 37(4): 509-513.
- OLENSEN, J. M., A., VALIDO & Y. DUPONT, 2002. Polinización de plantas canarias. *El Indiferente*. Julio, 13: 18-29.
- OLENSEN, J.M. & A. VALIDO, 2004. Lizards and birds as generalized pollinators and seed dispersers of island plants. *En*: J. M. Fernández- Palacios & C. Morici (eds.), *Ecología Insular. Island Ecology*, 229- 249 pp. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET)- Cabildo Insular de La Palma.
- OLIVA TEJERA, F., CAUJAPÉ- CASTELLS, J., NARANJO SUÁREZ, J., NAVARRO DÉNIZ, J., ACEBES GINOVÉS, J.R., & BRAMWELL, D. 2004. Variación genética de los *Lotus* L. (*Fabaceae: Loteae*) de pinar en Gran Canaria. *Botánica Macaronésica* 25: 31- 52.
- ORNDUFF, R. 1969. Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* 18: 121-244.
- 1976. The reproductive system of *Amsinckia grandiflora*, a distylous species. *Systematic Botany* 1: 57- 66.
- ORTH, A. I. & WADDINGTON, K. D. 1997. Hierarchical use of information by nectar- foraging carpenter bees on vertical inflorescences: floral color and spatial position. *Israel Journal of Plant Sciences* 45: 213- 221.
- PEDROLA- MONFORT, J. & CAUJAPÉ- CASTELLS, J. 1994. Allozymic and morphological relationships among *Androcymbium gramineum*, *A. europaeum*, and *A. psammophilum* (*Colchicaceae*). *Plant Systematics and Evolution* 191: 111- 126.
- 1996. Genetic and morphological divergence in the *Androcymbium graminum* complex (*Colchicaceae*). *Plant Systematics and Evolution* 201: 149- 162.

- PELLEGRINO, G., D. CAIMI, M.E. NOCE & A. MUSACCHIO, 2005. Effects of local density and flower colour polymorphism on pollination and reproduction in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soò. *Plant Systematics and Evolution* 251: 119- 129.
- PÉREZ DE PAZ, J. 1993. Diversidad polínica, sistemática, evolución y biogeografía del género *Echium* L. en Macaronesia, y del género *Lobostemon* Lehm. (Boraginaceae). Tesis Doctoral inédita. Universidad de La Laguna. Departamento de Biología Vegetal (Botánica).
- 1980. Contribución al atlas palinológico de endemismos canario-macaronésicos 3. *Botánica Macaronésica* 7: 77-112.
- 1995. Generalidades, diversidad polínica y evolución de las secciones macaronésicas: *Stricta*, *Virescentia*, *Gentianoidea* y *Echium*, del género *Echium* L. (Boraginaceae). *Botánica Macaronésica* 21: 3- 28.
- 1996. Diversidad polínica y taxonomía numérica del género *Echium* L. (Boraginaceae) en Macaronesia. *Botánica Macaronésica* 23: 47-81.
- 1998. Diversidad polínica y taxonomía numérica del género *Echium* L. (Boraginaceae) en Macaronesia. *Botánica Macaronésica* 23: 47-82.
- 2002. La Biología Reproductiva. Importancia y tipos de estudios. En: Á. Bañares Baudet (coord.), *Biología de la conservación de plantas amenazadas* 71-130 pp. Organismo Autónomo de P. Nacionales. Santa Cruz de Tenerife.
- PÉREZ DE PAZ, J. & C. PARDO, 1994. Affinités palynologiques entre le genre *Echium* L. (sect. *Gigantea*, *Decaisnea*, *Simplicia*, *Auberiana*) et *Lobostemon* Lehm. (Boraginaceae)". *Acta Botanica Gallica* 141 (2), 243- 255.
- PÉREZ DE PAZ, P.L. & V.L. LUCÍA SAUQUILLO, 2002. Problemática de la conservación de la flora y masas de vegetación de Canarias. Estado actual, factores de amenaza y medidas de actuación. En: P.L. Pérez de Paz & J.C. Cabrera Pérez (eds.), *Disciplinas Ambientales de Canarias (estudios del medio ambiente canario)*, 125- 134 pp. Instituto de Ciencias Ambientales (ICIAC).
- PÉREZ-CHACÓN ESPINO, E., 1984. Caracterización de las principales unidades vegetales de la Cuenca Tejeda- La Aldea (Gran Canaria). *Botánica Macaronésica* 11: 45-104.
- PIMM S.L. & P. RAVENS, 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403: 843-845.
- PIRY, S., G. LUIKART & J.M. CORNUET, 1998. Bottleneck, a program for detecting recent effective population size reductions from allele frequency data. INRA, URLB, Laboratoire de Modélisation et Biologie Evolutive. Montpellier, France.
- PITA, J.M. 1989. Requerimientos de luz para la germinación de algunas especies macaronésicas. *Botánica Macaronésica* 17: 37-46
- PITARD, C., 1909. Les Iles Canaries. Flore de l'Archipel. *Iles Canaries*. (i-iii): 1-502.
- POPGENE Version 1.32. 1997. Ag/ For Molecular Biology and Biotechnology Centre (University of Alberta) and Center for International Forestry Research. Alberta, Canada.
- PRIMAC, R.B. & J.D. ROS, 2002. Introducción a la Biología de la Conservación. Ariel, Barcelona.
- PROCTOR, M., P. YEO & A. LACK, 1996. *The Natural History of Pollination*. London. Harper Collins Publishers.

- PUTERBAUGH, M. N., A. WIED & C. GALEN, 1997. The functional ecology of gynodioecy in *Eritrichium aretioides* (Boraginaceae), the alpine forget-me not. *American Journal of Botany* 84(3): 393- 400.
- QUELLER, D. C., 1984. Pollen-ovule ratios and hermaphrodite sexual allocation strategies. *Evolution* 38(5): 1148-1151.
- QUILICHINI, A., M. DEBUSSCHE & J.D. THOMPSON, 2001. Evidence for local outbreeding depression in the Mediterranean island endemic *Anchusa crispa* Viv. (Boraginaceae). *Heredity* 87: 190- 197.
- 2004. Geographic differentiation of morphological traits and isozymes in the Mediterranean island endemic *Anchusa crispa*: implications for the conservation of a protected species. *Biological Conservation* 118(5): 651-660.
- RADEMAKER, M.C.J., T.J. DE JONG & E. VAN DER MEIJDEN, 1999. Selfing rates in natural populations of *Echium vulgare*: a combined empirical and model approach. *Functional Ecology* 13 (6): 828-837.
- RADEMAKER, M.C.J., T.J. DE JONG & P.G.L. KLINKHAMER, 1997. Pollen dynamics of bumble-bee visitation on *Echium vulgare*. *Functional Ecology* 11 (5): 554-563.
- RAMULA, S. & P. MUTIKAINEN, 2003. Sex Allocation of females and hermaphrodites in the gynodioecious *Geranium sylvaticum*. *Annals of Botany* 92: 207- 213.
- RICE, W.R., 1989. Analyzing tables of statistical test. *Evolution* 43: 223- 225.
- RICHARDS, A.J. 1997. Plant breeding systems. Chapman & Hall. 2nd Edition..
- RICHTER, T.S., P.S. SOLTIS, P.S. & D.E. SOLTIS, 1994. Genetic variation within and among populations of the narrow endemic, *Delphinium viridescens* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 81: 1070-1076.
- RITTERBUSCH, A. 1991. Morphologisches Beschreibungsmodell tubiflorer Kronen, ein Beitrag zu Terminologie und Morphologie der Asteriden- Blüte. *Botanische Jahrbücher* 112: 329- 345.
- RIVAS MARTÍNEZ, S., W. WILDPRET, T.E. DÍAZ, P.L. PÉREZ DE PAZ, M. J. DEL ARCO & O. RODRÍGUEZ DELGADO, 1993. Excursion guide. Outline vegetation of Tenerife Island (Canary Islands). *Itinera Geobotánica* 7: 5- 169.
- ROBERTSON, A.W. & D.G. LLOYD, 1993. Rates of pollen deposition and removal in *Myosotis colensoi*. *Functional Ecology* 7(5): 549- 559.
- RODRÍGUEZ RODRÍGUEZ, A. 2000. Erosión y conservación de suelos. Los procesos erosivos de Canarias: principales causas y efectos. Técnicas de lucha contra la erosión. Medidas de actuación realizadas en Canarias. En: P.L. Pérez de Paz & J.C. Cabrera Pérez (eds.), *Disciplinas Ambientales de Canarias (estudios del medio ambiente canario)*, 63- 72 pp. Instituto de Ciencias Ambientales (ICIAC).
- ROMERO, C., F. QUIRANTES & E. MARTÍNEZ DE PISÓN, 1986. Los volcanes. Guía Física de España 1. Alianza Editorial, Madrid.
- ROMESBURG, H. CH. & K. MARSHALL, 1985. Chitest: a Monte-Carlo computer program for contingency table test. *Computers & Geosciences* 11(1): 69- 78.
- ROSS, M. D., 1978. The evolution of gynodioecy and subdioecy. *Evolution* 32: 174- 188.

- ROUTLEY, M.B. & B.C. HUSBAND, 2003. The effect of protandry on siring success in *Chamerion angustifolium* (Onagraceae) with different inflorescences sizes. *Evolution* 57(2): 240- 248.
- SÁENZ LAÍN, C. & C. GÓMEZ FERREPAS, 1999. *Mieles españolas. Características e identificación mediante el análisis del polen*. Editorial Mundi-prensa.
- SAKAI, A. K., S.G. WELLER, M.L. CHEN, S.Y. CHOU & C. TASANONT, 1997. Evolution of gynodioecy and maintenance of females: the role of inbreeding depression, outcrossing rates, and resource allocation in *Schiedea damantis* (Caryophyllaceae). *Evolution* 51: 724- 736.
- SAKAI, A.K., W.L. WAGNER, D.M. FERGUSON & D.R. HERBST, 1995a. Origins of dioecy in the hawaiian flora. *Ecology* 76(8): 2.517- 2.529.
- 1995b. Biogeographical and ecological correlates of dioecy in the hawaiian flora. *Ecology* 76(8): 2.530- 2.543.
- SALAS PASCUAL, M., 2003. El medio físico de Gran Canaria. En: O. Rodríguez Delgado (coord.), *Apuntes sobre Flora y Vegetación de Gran Canaria. Guía de la excursión geobotánica de las XIX Jornadas de Fitosociología y Simposio Internacional de la FIP 2003*, 15- 31 pp. Cabildo Insular de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria.
- SÁNCHEZ, J.L., J.A. REYES- BETANCORT, S. SCHOLZ & J. CAUJAPÉ- CASTELLS, 2004. Patrones de variación genética poblacional en el endemismo canario *Matthiola bolleana* Webb ex Christ. *Botánica Macaronésica* 25: 3-13.
- SANTOS GUERRA, A. & FERNÁNDEZ, 1981. Plantae in loco natali ab Eric Sventenius inter annos MCMXLIII - MCMLXXI lectae, in Herbario ORT Instituto Nationalis Investigationum Agrarium (Hortus Acclimationis Plantarum Arautapae) sunt. *Index Sem. Hort. Acclim. Plant. Arautapae* 3: 47-105.
- SARGENT, R.D., M.A. MANDEGAR & S.P. OTTO, 2006. A model of the evolution of dichogamy incorporating sex-ratio selection, anther-stigma interference, and inbreeding depression. *Evolution* 60(5): 934- 944.
- SAUNDERS N.E. & D.J. GIBSON, 2005. Breeding system, branching processes, hybrid swarm theory, and the humped-back diversity relationship as additional explanations for apparent monophyly in the Macaronesian island flora. *Journal of Ecology* 93 (4): 649-652.
- SCHEMSKE, D. W., 1980. Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* 34: 489- 493.
- SCHEMSKE, D.W. & R. LANDE, 1985. The evolution of self- fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution* 39: 41- 52.
- SCHMINCKE, H.U., 1976. The geology of the Canary Islands. In: G. Kunkel (ed.), *Biogeography and Ecology in the Canary Islands*. 67-184 pp. Dr. W. Junk b.v. Publishers. The Hague.
- SCHONEWALD-COX, C.M., S.M. CHAMBERS, B. MACBRIDE & W.L. THOMAS (eds.), 1983 *Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant populations* Benjamin Cummings, Menlo Park, CA.
- SCHOU, O. & M. PHILIPP, 1983. An unusual heteromorphic incompatibility system. 3. On the genetic control of distyly and self- incompatibility in *Anchusa officinalis* L. (Boraginaceae). *Theor. Appl. Genet.* 68: 139-144.
- SCHULTZ, S. T. & F.R. GANDERS, 1996. Evolution of unisexuality in the Hawaiian Islands: A test of microevolutionary theory. *Evolution* 50: 842- 855.
- SEAVEY, S.R. & K.S.BAWA, 1986. Late- acting self- incompatibility in the angiosperms. *Botanical Review* 52: 195-219.

- SELANDER, R.K., M.H. SMITH, S.Y. YANG, W.E. JOHNSON & J.R. GENTRY, 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). Stud. Genet. VI. University of Texas Pub. 7.103: 49- 90.
- SHIELDS, C.R., T.J. ORTON & C.W. STUBER, 1983. An outline of general resource needs and procedures for the electrophoretic separation of enzymes from plant tissue. In: S.D. Tanksley, & T.J. Orton (eds.), *Isozymes in Plant Genetics Breeding, Part A.*, 443- 468 pp. Elsevier Science Publishing Company Inc. New York, U.S.A.
- SHYKOFF, J. A., K. SERGIOS- ORESTIS, C.L. COLLIN & M. LÓPEZ-VILLAVICENCIO, 2003. Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta- analysis. *Oecologia* 135: 1- 9.
- SILVERTOWN, J., 2004. The ghost of competition past in the phylogeny of island endemic plants *Journal of Ecology* 92 (1): 168-173.
- SLATKIN, M., 1985 Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 393-430.
- 1987 Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236: 787-792.
- SNOW, A.A., T.P. SPIRA, R. SIMPSON & R.A. KLIPS, 1996. The ecology of geitonogamous pollination. In: D.G. Lloyd & S.C.H. Barrett (eds.) *Floral biology*, 192- 216 pp. Chapman & Hall, London.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF, 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Ed. Blume Ediciones, Madrid.
- SOSA, P., F.J. BATISTA, M.A. GONZÁLEZ & N. BOUZA, 2002. La conservación genética de las especies vegetales amenazadas. En: Á. Bañares Baudet (coord.), *Biología de la conservación de plantas amenazadas*, 133- 157 pp. Organismo Autónomo de P. Nacionales.
- SPRAGUE, T.A. & J. HUTCHINSON, 1914. Echiums from the Atlantic Islands. *Bull. Misc. Inf. Ken.*
- STANTON, M.L., 1987a. Reproductive biology of petal color variants in wild populations of *Raphanus sativus*: I. Pollinator response to color morphs. *American Journal of Botany* 74(2): 178- 187.
- 1987b. Reproductive biology of petal color variants in wild populations of *Raphanus sativus*: II. Factors limiting seed production. *American Journal of Botany* 74(2): 188- 196.
- STANTON, M. L., A.A. SNOW, S.N. HANDEL & J. BERECHKY, 1989. The impact of a flower- color polymorphism on mating patterns in experimental populations of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.). *Evolution* 43: 335- 346.
- STEBBINS, G.L., 1970. Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.
- STEPHENSON, A.G. & R.I. BERTIN, 1983. Male Competition, Female Choice, and Sexual Selection in plants. In: L.A. Real (ed.), *Pollination biology*, 109- 149 pp. Academic, New York.
- STEPHENSON, A.G., 1979. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Evolution* 33: 1200- 1209.
- 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253- 279.

- STÖCKLIN, J. & P. FAVRE, 1994. Effects of plant size and morphological constraints on variation in reproductive components in two related species of *Epilobium*. *Journal of Ecology* 82: 735-746.
- STUBER, C.W., M.M. GOODMAN & F.M. JOHNSON, 1977. Genetic control and racial variation of beta-glucosidase isozymes in maize (*Zea mays* L.). *Biochemistry and Genetics* 15: 383-394.
- STUESSY, T.F., U. SWENSON, D.J. CRAWFORD, G. ANDERSON & O.M. SILVA, 1998. Plant Conservation in the Juan Fernandez Archipelago, Chile. *Aliso* 16(2): 89-101.
- SUÁREZ RODRÍGUEZ, C., 1984. Aportaciones a la distribución y ecología de *Senecio appendiculatus* (L.fil.) var. *preauxiana* Sch. Bip. y *Senecio hadrosomus* Svent. en Gran Canaria. *Botánica Macaronésica* 10: 85-92.
- 1986. Aportaciones a la distribución y ecología de varias especies arbóreas en Gran Canaria. *Vieraea* 16 (1/2): 247-252.
- 1994. *Estudio de los relictos actuales de monte verde en Gran Canaria*. Cabildo Insular de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria. 617 pp.
- SUN, S.G., K. LIAO, J. XIA & Y.H. GUO, 2005. Floral colour change in *Pedicularis monbeigiana* (Orobanchaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 255: 77-85.
- SUNDING, P., 1979. The Vegetation of Gran Canaria. I. *Mat.-Naturv. Klasse*. Serie no. 29. 186 pp.
- SUTHERLAND, S., 1986. Patterns of fruit- set: What controls fruit-flower ratios in plants?. *Evolution* 40: 117- 128.
- SUTTON, M., 1976. Conservation of fragile ecosystems in the Canary Islads. In: G. Kunkel (ed.), *Biogeography and ecology in the Canary Islands*, 479-482 pp. *Monographiae Biologicae* 30.
- SVENTENIUS, E., 1969. *Echium acanthocarpum* Svent., spec. nova. *Index Seminum Hort. Acclimat. Plant. Arautapae*, 46-47 pp.
- SWOFFORD, D.L. & R.B. SELANDER, 1989. BYOSYS-1: A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal Heredity* 71: 281- 283.
- THORP, R. W., 2000. The collection of pollen by bees. *Plant Systematics and Evolution* 222: 211-223.
- TORRES, C. & L. GALETTO, 1999. Factors constraining fruit set in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 129: 187-205.
- TRAVERSE, A. & L. SANTAMARÍA, 2004. Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. En: J. M. Fernández- Palacios & C. Morici (eds.), *Ecología Insular. Island Ecology*, 251- 276 pp. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET)- Cabildo Insular de La Palma.
- TRAVERSE, A., 2001. Ecología reproductiva de plantas en condiciones de insularidad: consecuencias ecológicas y evolutivas del aislamiento geográfico. In: R. Zamora & F.J. Pugnaire (eds.), *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*, 269-289 pp. CSIC-AEET, España
- 2002. Consecuencias de la ruptura de mutualismos planta-animal para la distribución de especies vegetales en las Islas Baleares. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 117- 126.

- VALIDO, A., Y. DUPONT & D.M. HANSEN, 2002 Native birds and insects, and introduced honey bees visiting *Echium wildpretii* (Boraginaceae) in the Canary Islands. *Acta Oecologica* 23: 413- 419.
- VALIDO, A., Y.L. DUPONT & J.M. OLESEN, 2004. Bird- flower interactions in the Macaronesian islands. *Journal of Biogeography* 31: 1945- 1953.
- VAN DAMME, J.M.M. & W. VAN DELDEN, 1984. Gynodioecy in *Plantago lanceolata* IV. Fitness components of sex types in different life cycle stages. *Evolution* 38: 1326- 1336.
- VILCHES, B., A. ROCA, J. NARANJO, B. NAVARRO, D. BRAMWELL & J. CAUJAPÉ-CASTELLS, 2002. La variación genética de *Erysimum* L. (Cruciferae) en Gran Canaria. *Resúmenes del 1^{er} Congreso de la biología de la conservación de plantas* Pp. 100. Universitat de València.
- 2004. Estructura espacial de la variación genética de *Erysimum albescens* (Cruciferae) en Gran Canaria: implicaciones para la conservación *ex situ* en bancos de germoplasma. *Botánica Macaronésica* 25: 15- 30.
- VOGGENREITER, V., 1976. *Euphorbia canariensis*-*Pinetum canariensis* ass.nov. Y límite inferior del Pinar Canario en Gran Canaria. *Vieraea* 6(1): 3-16.
- VV.AA. 2000a. Gran atlas temático de Canarias. Interinsular Canaria.
- VV.AA. 2000b. Lista Roja de la Flora Vascular Española (valoración según categorías UICN). *Conservación Vegetal*, 6 (extra). Madrid, 39pp.
- VV.AA. 2004. *Criterios Orientadores para la Inclusión de Táxones y Poblaciones en Catálogos de Especies Amenazadas*. Ministerio de Medio Ambiente. Secretaría General para el Territorio y la Biodiversidad. Dirección General Biodiversidad. Comisión Nacional de Protección de la Naturaleza. Madrid, 17 pp.
- WADDINGTON, K.D., 1983. Foraging Behavior of Pollinators. *In*: L. A. Real (ed.). *Pollination biology*, 213- 239 pp. Academic, New York.
- WASER, N.M. & M.V. PRICE, 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution* 35: 376- 390.
- WASER, N.M., 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. *In*: L. A. Real (ed.). *Pollination biology*, 242- 286 pp. Academic, New York.
- WEBB, P. & S. BERTHELOT, 1844. *Echium onosmaefolium* ssp. *onosmaefolium*. Webb & Berth. *In*: Webb & Berthelot, *Histoire Naturel des Iles Canaries* 3 (2.3) 77 : 46- 47
- WEBB, P., 1836- 1850. P. Histoire naturelle des îles Canaries - Tome troisième. Deuxième partie: Phytographia canariensis, sectio III (*Campanulaceae-Equisetaceae*). *Histoire Naturel des Iles Canaries* 3(2.3): 1-479.
- 1844. *Echium decaisnei*. Webb & Berth. *In* Webb & Berthelot, *Histoire Naturel des Iles Canaries* 3 (2.3) 77: 49.
- 1867. *Echium callithyrsum* Webb. & *Echium hierrense*. Webb. *Horto Regio Botanico Berolinensi Coluntur* 1867/A: 6-7.
- WEISS, M.R. & B. LAMONT, 1997. Floral color change and insect pollination: A dynamic relationship. *Israel Journal of Plant Sciences* 45: 185- 199.
- WEISS, M.R., 1995. Floral colour change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany* 82: 167- 185.
- WERNER, M. & LÜPNITZ, D., 2001. Korrelation zwischen Blattanatomie und Verbreitung der endemischen *Echium*- Arten Tenerifes (Kanarische Inseln). *Feddes Repertorium* 112 (7-8): 447-457

- WHITLOCK, M.C. & D.E. MCCAULAY, 1999. Indirect measures of gene flow and migration: $F_{st} = 1/(4Nm+1)$. *Heredity* 82: 117-125.
- WIENS, D., 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: 47-53.
- WILLSON, M. F. & P.W. PRICE, 1977. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31: 495- 511.
- WILLSON, M. F., 1979. Sexual selection in plants. *The American Naturalist* 113: 777- 790.
- WINTTER, M. S., 1990. Evolution in the *Madiinae*: evidence from enzyme electrophoresis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 110-117. 1990.
- WRIGHT, S., 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* 15: 323- 354.
- WYATT, R., 1982. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. *American Journal of Botany*. 69(4): 585-594.
- 1983. Pollinator- Plant Interactions and the Evolution of Breeding Systems.

Anexos

Anexo I

Tabla 2.3.1. Listado de los pliegos de herbario recogidos, montados y depositados en el herbario del Jardín Botánico Viera y Clavijo.

LPA	Localidad	Población	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Fecha recolección	Legit
<i>Echium decaisnei</i> Webb							
19593	Gran Canaria. Montaña de Amagro	EDA	28RDS3310	400	160°S-SE	23.03.99	Mora Vicente, S.
19594	Gran Canaria. Montaña de Amagro	EDA	28RDS3310	400	160°S-SE	01.02.02	Mora Vicente, S.
19595	Gran Canaria. Montaña de Amagro	EDA	28RDS3310	400	160°S-SE	01.02.02	Mora Vicente, S.
19596	Gran Canaria. Montaña de Amagro	EDA	28RDS3310	400	160°S-SE	01.02.02	Mora Vicente, S.
19597	Gran Canaria. Montaña de Amagro	EDA	28RDS3310	400	160°S-SE	01.02.02	Mora Vicente, S.
19598	Gran Canaria. Valle de Agaete	EDAG	28RDS3406	200	230°O-SO	09.02.03	Mora Vicente, S.
19599	Gran Canaria. Valle de Agaete	EDAG	28RDS3406	200	230°O-SO	09.02.03	Mora Vicente, S.
19600	Gran Canaria. Agüimes	EDAGÜ	28RDR5487	475	160°S-SE	05.02.03	Mora Vicente, S.
19601	Gran Canaria. Agüimes	EDAGÜ	28RDR5487	475	160°S-SE	05.02.03	Mora Vicente, S.
19602	Gran Canaria. Agüimes	EDAGÜ	28RDR5487	500	140°S-SE	05.02.03	Mora Vicente, S.
19603	Gran Canaria. Agüimes	EDAGÜ	28RDR5487	500	140°S-SE	05.02.03	Mora Vicente, S.
19604	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19605	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19606	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19607	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19608	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19609	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19610	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19611	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19612	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19613	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19614	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1525	180°S	03.04.01	Mora Vicente, S.
19615	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1500	180°S	25.03.03	Mora Vicente, S.
19616	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	EDAY	28RDR4092	1500	180°S	25.03.03	Mora Vicente, S.
19617	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDS4512	0-100	N	20.11.00	Mora Vicente, S.
19618	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDS4512	0-100	N	20.11.00	Mora Vicente, S.
19619	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDS4512	0-100	N	17.04.01	Mora Vicente, S.

Tabla 2.3.1. Continuación

LPA	Localidad	Población	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Fecha recolección	Legit
<i>Echium decaisnei</i> Webb							
19620	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDS4512	0-100	N	17.04.01	Mora Vicente, S.
19621	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDS4512	0-100	N	17.04.01	Mora Vicente, S.
19622	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDS4512	0-100	N	17.04.01	Mora Vicente, S.
19623	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDS4512	0-100	N	17.04.01	Mora Vicente, S.
19624	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDR4512	0-100	N	14.02.02	Mora Vicente, S.
19625	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDR4512	0-100	N	14.02.02	Mora Vicente, S.
19626	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDR4512	0-100	N	30.01.03	Mora Vicente, S.
19627	Gran Canaria. Tramo bajo del barranco de Azuaje	EDAZ	28RDR4512	0-100	N	30.01.03	Mora Vicente, S.
19628	Gran Canaria. Caldera de Bandama	EDB	28RDS5500	,	,	25.01.02	Mora Vicente, S.
19629	Gran Canaria. Caldera de Bandama	EDB	28RDS5500	,	,	25.01.02	Mora Vicente, S.
19630	Gran Canaria. Caldera de Bandama	EDB	28RDS5500	,	,	25.01.02	Mora Vicente, S.
19631	Gran Canaria. Caldera de Bandama	EDB	28RDS5500	,	,	25.01.02	Mora Vicente, S.
19632	Gran Canaria. Caldera de Bandama	EDB	28RDS5500	,	,	25.01.02	Mora Vicente, S.
19633	Gran Canaria. Montaña de El Cedro	EDC	28RDR2094	550	320°N-NO	20.02.02	Mora Vicente, S.
19634	Gran Canaria. Montaña de El Cedro	EDC	28RDR2094	550	320°N-NO	16.03.03	Mora Vicente, S.
19635	Gran Canaria. Montaña de El Cedro	EDC	28RDR2094	550	320°N-NO	16.03.03	Mora Vicente, S.
19636	Gran Canaria. Cercados de Araña	EDCA	28RDR3888	1075	140°S-SE	06.02.03	Mora Vicente, S.
19637	Gran Canaria. Cercados de Araña	EDCA	28RDR3888	1075	140°S-SE	06.02.03	Mora Vicente, S.
19638	Gran Canaria. El Agazal	EDHP	28RDS3409	200	0°N	31.01.02	Mora Vicente, S.
19639	Gran Canaria. El Agazal	EDHP	28RDS3409	200	0°N	31.01.02	Mora Vicente, S.
19640	Gran Canaria. El Agazal	EDHP	28RDS3409	200	0°N	31.01.02	Mora Vicente, S.
19641	Gran Canaria. El Agazal	EDHP	28RDS3409	200	0°N	31.01.02	Mora Vicente, S.
19642	Gran Canaria. El Agazal	EDHP	28RDS3409	200	0°N	31.01.02	Mora Vicente, S.
19643	Gran Canaria. Bco. de Mogán. Las Casillas	EDM	28RDR2883	,	,	06.02.02	Mora Vicente, S.
19644	Gran Canaria. Bco. de Mogán. Las Casillas	EDM	28RDR2883	,	,	06.02.02	Mora Vicente, S.
19645	Gran Canaria. Bco. de Mogán. Las Casillas	EDM	28RDR2883	,	,	06.02.02	Mora Vicente, S.

Tabla 2.3.1. Continuación

LPA	Localidad	Población	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Fecha recolección	Legit
<i>Echium decaisnei</i>							
19646	Gran Canaria. Bco. de Mogán. Las Casillas	EDM	28RDR2883	,	,	06.02.02	Mora Vicente, S.
19647	Gran Canaria. La Aldea de San Nicolás. Los Peñones del Amo	EDPA	28RDR2694	200	,	29.01.02	Mora Vicente, S.
19648	Gran Canaria. Bco. de Pino Gordo	EDPA	28RDR2694	350	20° N-NE	29.01.02	Mora Vicente, S.
19649	Gran Canaria. La Aldea de San Nicolás. Los Peñones del Amo	EDPA	28RDR2694	200		29.01.02	Mora Vicente, S.
19650	Gran Canaria. Bco. de Pino Gordo	EDPA	28RDR2694	350	20° N-NE	21.02.03	Mora Vicente, S.
19651	Gran Canaria. Bco. de Pino Gordo	EDPA	28RDR2694	375	20° N-NE	21.02.03	Mora Vicente, S.
19652	Gran Canaria. Pico Bandama	EDPB	28RDS5501	550	90°E	27.02.03	Mora Vicente, S.
19653	Gran Canaria. Degollada de Tasartico	EDT	28RDR2390	640	SE	03.02.02	Mora Vicente, S.
19654	Gran Canaria. Degollada de Tasartico	EDT	28RDR2390	640	SE	03.02.02	Mora Vicente, S.
19655	Gran Canaria. Degollada de Tasartico	EDT	28RDR2390	640	SE	03.02.02	Mora Vicente, S.
19656	Gran Canaria. Barranco de Los Vicentillos	EDV	28RDR4280	,	,	25.02.02	Mora Vicente, S.
19657	Gran Canaria. Barranco de Los Vicentillos	EDV	28RDR4280	,	,	25.02.02	Mora Vicente, S.
19658	Gran Canaria. Bco. de Tirajana	,	,	,	,	22.01.02	Mora Vicente, S.
19659	Gran Canaria. Bco. de Tirajana	,	,	,	,	22.01.02	Mora Vicente, S.
19660	Gran Canaria. Arguineguín. Cortadores	,	,	,	,	23.02.03	Carolina Suárez
19661	Gran Canaria. Caldera de Bandama	,	,	,	,	02.03.00	Olga Fernández-Palacios
19662	Gran Canaria. Bco. de Guayadeque	,	,	,	,	27.02.00	Olga Fernández-Palacios
19663	Gran Canaria. Bco. de Tirajana	,	,	,	,	07.03.00	Olga Fernández-Palacios
19664	Gran Canaria. Bco. de Tirajana	,	,	,	,	22.01.02	Mora Vicente, S.
<i>Echium callithyrsus</i> Webb ex Bolle							
19562	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19563	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19564	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.

Tabla 2.3.1. Continuación

LPA	Localidad	Población	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Fecha recolección	Legit
<i>Echium callithyrsus</i> Webb ex Bolle							
19565	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19566	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19567	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19568	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19569	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19570	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19571	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19572	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19573	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19574	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19575	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19576	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo	ECH	28RDR3503	575-875	N-NO	25.02.03	Mora Velasco, J. y Mora Vicente, S.
19577	Gran Canaria. Las Lagunetas. El Lomo de la Solana	ECL	28RDR4498	1150	80°E-NE	18.03.03	Mora Vicente, S.
19578	Gran Canaria. Las Lagunetas. El Lomo de la Solana	ECL	28RDR4498	1150	80°E-NE	18.03.03	Mora Vicente, S.
19579	Gran Canaria. Tenteniguada	ECT	,	,	,	23.04.99	Mora Vicente, S.
19580	Gran Canaria. Tenteniguada	ECT	,	,	,	23.04.99	Mora Vicente, S.
19581	Gran Canaria. Tenteniguada	ECT	,	,	,	23.04.99	Mora Vicente, S.
19582	Gran Canaria. Tenteniguada	ECT	,	,	,	23.04.99	Mora Vicente, S.
19583	Gran Canaria. Tenteniguada	ECT	,	,	,	23.04.99	Mora Vicente, S.
19584	Gran Canaria. Tenteniguada	ECT	,	,	,	23.04.99	Mora Vicente, S.
19585	Gran Canaria. Tenteniguada	ECT	,	,	,	23.04.99	Mora Vicente, S.
19586	Gran Canaria. Bco. de Antona.	ECUANT	28RDR4598	1000	0°N	06.04.99	Mora Vicente, S.
19587	Gran Canaria. Bco. de Antona.	ECUANT	28RDR4598	1000	0°N	06.04.99	Mora Vicente, S.
19588	Gran Canaria. Bco. de Antona.	ECUANT	28RDR4598	1000	0°N	06.04.99	Mora Vicente, S.
19589	Gran Canaria. Bco. de Antona.	ECUANT	28RDR4598	1000	0°N	06.04.99	Mora Vicente, S.
19590	Gran Canaria. Bco. de Antona.	ECUANT	28RDR4598	1000	0°N	06.04.99	Mora Vicente, S.

Tabla 2.3.1. Continuación

LPA	Localidad	Población	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Fecha recolección	Legit
<i>Echium callithyrsus</i> Webb ex Bolle							
19591	Gran Canaria. Cercanías del Cruce de Aríñez	ECUARI	28RDR4500	1000	0°N	18.03.03	Mora Vicente, S.
19592	Gran Canaria. Utíaca	ECUU	28RDR4598	1000		18.03.03	Mora Vicente, S.
<i>Echium onosmifolium</i> Webb							
19665	Gran Canaria. Ayacata	EOA	28RDR4092	1400	0°N	25.03.03	Mora Vicente, S.
19666	Gran Canaria. Ayacata	EOA	28RDR4092	1400	0°N	25.03.03	Mora Vicente, S.
19667	Gran Canaria. Entre Ayacata y Pajonales	EOAP	28RDR3791	1175	220°S-SO	25.03.03	Mora Vicente, S.
19668	Gran Canaria. Entre Ayacata y Pajonales	EOAP	28RDR3791	1175	220°S-SO	25.03.03	Mora Vicente, S.
19669	Gran Canaria. Degollada de la Cruz Grande	EOCG	28RDR4189	1200	0°N	20.03.03	Mora Vicente, S.
19670	Gran Canaria. Degollada de la Cruz Grande	EOCG	28RDR4189	1200	0°N	20.03.03	Mora Vicente, S.
19671	Gran Canaria. Cercanías de la presa de Chira	EOCH	28RDR3887	1000	320°N-NE	22.03.03	Mora Vicente, S.
19672	Gran Canaria. Base de los Riscos de Chapín	EORIN	28RDS3898	1300	265°O-SO	26.03.03	Mora Vicente, S.
19673	Gran Canaria. Base de los Riscos de Chapín	EORIN	28RDS3898	1300	265°O-SO	26.03.03	Mora Vicente, S.
19674	Gran Canaria. San Bartolomé de Tirajana. Los Lajeales	EOTAI	28RDR4392	1225	N-NE	20.03.03	Mora Vicente, S.
19675	Gran Canaria. San Bartolomé de Tirajana. Los Lajeales	EOTAI	28RDR4392	1225	N-NE	20.03.03	Mora Vicente, S.
19676	Gran Canaria. Cercanías del Roque Nublo	,	28RDS4093	1700	,	24.04.01	Mora Vicente, S.
19677	Gran Canaria. Cercanías del Roque Nublo	,	28RDS4093	1700	,	24.04.01	Mora Vicente, S.
19678	Gran Canaria. Cercanías del Roque Nublo	,	28RDS4093	1700	,	24.04.01	Mora Vicente, S.
19679	Gran Canaria. Cercanías del Roque Nublo	,	28RDS4093	1700	,	24.04.01	Mora Vicente, S.
19680	Gran Canaria. Cercanías del Roque Nublo	,	28RDS4093	1700	,	24.04.01	Mora Vicente, S.
19681	Gran Canaria. Cercanías del Roque Nublo	,	28RDS4093	1700	,	24.04.01	Mora Vicente, S.
<i>Echium onosmifolium</i> Webb ssp. <i>spectabile</i> Kunkel							
19682	Gran Canaria. Montaña de El Cedro	EOSC	28RDR2094	550-600	N-NE	08.04.02	Mora Vicente, S.
19683	Gran Canaria. Montaña de El Cedro	EOSC	28RDR2094	550-600	N-NE	01.03.03	Mora Vicente, S.
19684	Gran Canaria. Montaña de El Cedro	EOSC	28RDR2094	550-600	N-NE	01.03.03	Mora Vicente, S.
19685	Gran Canaria. Tasartico. Bco. de el Portezuelo	EOSP	28RDR2390	635	N-NO	29.04.01	Mora Vicente, S., Tapia, F. y Urdiales Perales, N.

Tabla 2.3.1. Continuación

LPA	Localidad	Población	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Fecha recolección	Legit
<i>Echium onosmifolium</i> Webb ssp. <i>spectabile</i> Kunkel							
19686	Gran Canaria. Tasartico. Bco. de el Portezuelo	EOSP	28RDR2390	640	N-NO	08.04.02	Mora Vicente, S.
19687	Gran Canaria. Tasartico. Bco. de el Portezuelo	EOSP	28RDR2390	640	N	20.03.02	Mora Vicente, S.
19688	Gran Canaria. Tasartico. Bco. de el Portezuelo	EOSP	28RDR2390	640	N	20.03.02	Mora Vicente, S.

Tabla 2.3.2. Inventario de las semillas recolectadas. El código corresponde al del Banco de Germoplasma del Jardín Botánico Viera y Clavijo, donde se encuentran depositadas.

Código	Población	Fecha recogida	Localidad	UTM (1x1)	Colectores
<i>E. decaisnei</i>					
2496/B	EDA	17.05.99	Gran Canaria. Montaña de Amagro	28RDS3310	Sara Mora Vicente y Ruth Jaén Molina
2497/B	EDAGÜ	29.05.03	Gran Canaria. Cercanías de Agüimes	28RDR5487	Sara Mora Vicente
2498/B	EDAY	31.05.03	Gran Canaria. Cercanías de Ayacata	28RDR4092	Sara Mora Vicente
2499/B	EDAZ	17.04.01	Gran Canaria. Barranco de Azuaje	28RDS4512	Sara Mora Vicente y François Tapia
2500/B	EDAZ	31.05.03	Gran Canaria. Barranco de Azuaje	28RDS4512	Sara Mora Vicente y François Tapia
2499/B	EDAZ	17.04.01	Gran Canaria. Barranco de Azuaje	28RDS4512	Sara Mora Vicente y François Tapia
2502/B	EDB	may/jun 99	Gran Canaria. Caldera de Bandama	28RDS5500	Sara Mora Vicente y Ruth Jaén Molina
2503/B	EDC	07.06.03	Gran Canaria. Montaña de El Cedro	28RDR2094	Sara Mora Vicente
2504/B	EDCA	29.05.03	Gran Canaria. Cercado de Araña	28RDR3888	Sara Mora Vicente
2505/B	EDHP	19.04.03	Gran Canaria. El Agazal (Hoya Pineda)	28RDS3409	Sara Mora Vicente
2506/B	EDT	05.06.96	Gran Canaria. Degollada de Tasartico	28RDR2390	Sara Mora Vicente
<i>E. callithyrsum</i>					
2485/B	ECH	30.05.03	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo (Los Berrazales)	28RDR3503	Sara Mora Vicente
2486/B	ECH	30.05.03	Gran Canaria. Caserío de El Hornillo (Los Berrazales)	28RDR3503	Sara Mora Vicente
2487/B	ECLA	30.05.03	Gran Canaria. El Lomo de La Solana (Las Lagunetas)	28RDR4498	Sara Mora Vicente
2488/B	ECMO	31.05.03	Gran Canaria. Barranco de Los Mocanes (Valsequillo)	28RDR5094	Sara Mora Vicente
2489/B	ECT	08.07.99	Gran Canaria. Tenteniguada	28RDR4793 28RDR4794	Sara Mora Vicente y Alberto
2491/B	ECUANT	18.06.99	Gran Canaria. Barranco de Antona	28RDR4598	Sara Mora Vicente y Ruth Jaén Molina
2492/B	ECUANT	26.05.00	Gran Canaria. Barranco de Antona	28RDR4598	Sara Mora Vicente
2492/B	ECUANT	26.05.00	Gran Canaria. Barranco de Antona	28RDR4598	Sara Mora Vicente
2493/B	ECUARI	07.06.96	Gran Canaria. Cercanías del cruce de Aríñez	28RDS4500	Sara Mora Vicente
2494/B	ECUARI	30.05.03	Gran Canaria. Cercanías del cruce de Aríñez	28RDS4500	Sara Mora Vicente
2495/B	ECVAL	30.05.03	Gran Canaria. Barranco de Valsendero	28RDS4201	Sara Mora Vicente

Tabla 2.3.2. Continuación

Código	Población	Fecha recogida	Localidad	UTM (1x1)	Colectores
<i>E. onosmifolium</i>					
2509/B	EOI	15.06.00	Gran Canaria. Inagua	28RDR2791	Sara Mora Vicente, Rosa Febles Hernández y Olga Fernández
2510/B	EOL	13.06.00	Gran Canaria. Los Lajeales (Taidía)	28RDR4392	Sara Mora Vicente y José Cruz
				28RDR4391	
				28RDR4492	
				28RDR4491	
2511/B	EOOA	29.05.03	Gran Canaria. Ayacata	28RDR4092	Sara Mora Vicente
2512/B	EOOAP	mayo, 03	Gran Canaria. Entre Ayacata y Pajonales	28RDR3791	Sara Mora Vicente
2513/B	EOOCG	29.05.03	Gran Canaria. Degollada de la Cruz Grande	28RDR4189	Sara Mora Vicente
2514/B	EOOCH	29.04.03	Gran Canaria. Cercanías de la presa de Chira	28RDR3887	Sara Mora Vicente
2515/B	EOORIN	31.05.03	Gran Canaria. Proximidades de El Rincón	28RDR3899	Sara Mora Vicente
2516/B	EOTAI	29.05.03	Gran Canaria. Cercanías de Taidía	28RDR4392	Sara Mora Vicente
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>					
2517/B	EOSC	07.06.03	Gran Canaria. Montaña de El Cedro	28RDR2094	Sara Mora Vicente
2518/B	EOSGG	08.06.03	Gran Canaria. Degollada de Aguas Sabinas	28RDR1989	Sara Mora Vicente, Ruth Jaén Molina
2519/B	EOSP	08.06.03	Gran Canaria. Barranco de El Portezuelo	28RDR2390	Sara Mora Vicente, Ruth Jaén Molina

Tabla 2.4.1. Principales tipos de suelo en Gran Canaria (SALAS PASCUAL, 2003).

Tipos	Descripción	Distribución en Gran Canaria
Suelos minerales brutos	En este grupo se incluyen los litosoles y regosoles, que son suelos minerales formados por materiales rocosos y arenosos, respectivamente. Los litosoles suelen corresponder en general a zonas de pendientes elevadas.	En Gran Canaria estos suelos no forman extensas superficies homogéneas pero son importantes pues se asocian a casi todos los tipos de suelos de la isla, principalmente a los poco evolucionados.
Rankers	Se trata de suelos poco evolucionados pero al menos tienen un perfil diferenciado, A, menor de 50 cm de espesor. Son característicos de zonas inclinadas, pero de menor pendiente por lo que se puede acumular una cierta cantidad de materia orgánica que origina un horizonte humífero.	En Gran Canaria siempre se presentan ligados a otros tipos edáficos. Junto a los litosuelos ocupan amplios territorios en el centro y oeste de la isla, y ligados a suelos pardos aparecen en las planicies de la cumbre.
Andosoles	Son suelos volcánicos establecidos sobre materiales volcánicos recientes.	En Gran Canaria sólo aparecen los andosoles vítricos, en los que tampoco se aprecia una gran evolución del suelo.
Suelos empardecidos	Estos suelos presentan un horizonte de alteración (B) de tipo cámbico, aunque carecen de horizonte de acumulación. Son suelos fundamentalmente forestales, con un humus muy activo de tipo “mull”, una relación C/ N próxima a 10 y una alta saturación de bases.	Se distribuyen por toda la geografía de Gran Canaria formando unidades continuas o asociados con otros suelos.
Suelos fersialíticos	Son suelos muy desarrollados. La proporción de hierro libre- hierro total es superior al 50% y puede llegar a cristalizar. Las arcillas pueden ser lavadas y formar un horizonte argílico. La tasa de saturación es media o alta en al menos parte del perfil.	Aparecen formando una franja casi continua en las medianías del N-NE, sólo interrumpida por los principales barrancos.
Suelos ferralíticos	Son los suelos más desarrollados. Se caracterizan por su color pardo-rojizo, el lavado de sus bases, su alto contenido en arcillas 1/1 e hidróxidos, y un rejuvenecimiento superficial por acumulación de aportes eólicos volcánicos.	Se localizan en la zona más húmeda de la isla, entre los 700 y 1.500 m.s.m.
Vertisoles	Se caracterizan por la presencia de gran cantidad de arcillas expansivas que al secarse producen grandes grietas.	Se distribuyen por la costa norte a cotas muy bajas en clima xérico y sin asociarse a otro suelo, y asociados con suelos fersialíticos y pardos aparecen en los valles del SO.
Aridisoles	Son suelos sometidos a climas áridos que en Gran Canaria poseen un horizonte argílico muy desarrollado, lo que indica que son paleosuelos. Además pueden presentar una importante cantidad de calcio o de sodio en el complejo de cambio, lo que les convierte en suelos marrones o sódicos, respectivamente.	Se distribuyen en toda la mitad sur de la isla, en una franja que va desde la costa a los 1.200 m.s.m.

Tabla 2.4.4. Características geográficas y bioclimáticas de las poblaciones naturales estudiadas

Taxon/ Población	Abreviat.	Topónimos	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Termotipo	Ombrotipo	Geología	Edafología (Fdez. Caldas, 1988)
<i>E. decaisnei</i>									
Montaña de Amagro	EDA	Lomo de la Tosca	28RDS3311 28RDS3310	250- 450	130°E-SE a 160°S-SE	Inframediterráneo	Semiárido superior	Sector Neocanario. Formaciones sálicas del Ciclo I (dominio extracal- dera). Mioceno Superior. Fonolitas y traquitas, predominantemente lavas.	Suelos pardos y litosoles
Agate	EDAG	Lomo de San Pedro	28RDS3406	200- 550	230° O-SO	Termomediterráneo	Semiárido superior	Sector Neocanario. Lavas basálticas de los Ciclos I (dominio extracalde- ra), Post- Roque Nublo y de los Episodios magmáticos recientes.	Suelos pardos y litosoles
Agüimes	EDAGÜ	Entre el bco. de Guerra y el de las Vacas, pasando por el Lomo de los Balos	28RDR5387 29RDR5487	400- 550	S-SE	Termomediterráneo	Semiárido superior	Sector Neocanario. Ciclo Post- Roque Nublo. Episodios magmáti- cos del Plioceno- Pleistoceno. Lavas variadas.	Suelos sódicos, salinos y suelos marrones
Bco. de Azuaje	EDAZ	Barranco de Azuaje, desde Los Dragos hasta su desemboca- dura	28RDS4412 28RDS4411	0-150	N	Inframediterráneo	Semiárido inferior	Sector Neocanario. Ciclo Roque Nublo. Plioceno. Brechas líticas.	Suelos pardos y litosoles
Ayacata	EDAY	Barranco de Ayacata	28RDR4092	1400-1500	180°S	Mesomediterráneo inferior	Subhúmedo	Sector Paleocanario. Ciclo Roque Nublo. Brechas líticas.	Litosoles y rankers
Caldera de Bandama	EDB	Caldera de Bandama	28RDS5500	220- 400	320°O-NO	Inframediterráneo	Semiárido superior	Sector Neocanario. Episodios volcá- nicos recientes. Pleistoceno. Lavas variadas, brechas líticas y depósitos de deslizamiento.	Suelos pardos y litosoles
El Cedro, mña. de,	EDC	Picacho de la Cruz	28RDR2094	450- 600	320°N-NO	Inframediterráneo	Semiárido inferior	Sector Paleocanario. Mioceno Medio. Formaciones basálticas del Ciclo I. Lavas variadas.	Litosoles y suelos marrones
Cercados de Araña	EDCA	Los Cercados de Araña	28RDR3888	1000- 1100	140° S-SE	Termomediterráneo	Seco inferior	Sector Paleocanario. Ciclo Roque Nublo. Episodios Plioceno.Brechas líticas y lavas variadas.	Suelos pardos y litosoles
Hoya Pineda	EDHP	Barranco que baja del Pico del Viento	28RDS3409 28RDS3509	300- 450	0° N	Inframediterráneo	Semiárido superior	Sector Neocanario. Ciclo Post- Roque Nublo. Episodios magmáti- cos del Plioceno- Pleistoceno: lavas; y episodios sedimentarios del Pleistoceno: depósitos de desliza- miento.	Suelos pardos, suelos fer- sialíticos y vertisoles

Tabla 2.4.4. Continuación.

Taxon/ Población	Abreviat.	Topónimos	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Termotipo	Ombrotipo	Geología	Edafología Caldas, 1988)	(Fdez.
<i>E. decaisnei</i>										
Mogán, bco. de,	EDM	Hoya de los Laderones	28RDR2883	200- 450		Inframediterráneo	Árido/ semiárido inferior	Sector Paleocanario. Formaciones basálticas del Ciclo I: lavas basálticas alcalinas; y episodios magmáticos del Mioceno Medio: ignimbritas riolítico-mugearíticas. Depósitos de deslizamiento del Ciclo Roque Nublo (Plioceno) sobre los fondos de barranco.	Litoseles y suelos marrones	
Los Peñones del Amo	EDPA	Barranco de Pino Gordo	28RDR2694	300- 400	20° N-NE	Inframediterráneo		Sector Paleocanario. Formaciones sálicas del Ciclo I (dominio intracaldera). Ignimbritas traquítico- riolíticas, lavas y brechas.	Litoseles y rankers	
Pico Bandama	EDPB	Pico de Bandama	28RDS5502	300- 550	90° E	Inframediterráneo	Semiárido superior	Sector Neocanario. Episodios volcánicos recientes. Pleistoceno Superior. Conos de tefra (lapillis, escorias y bombas).	Suelos pardos y litoseles	
La Sorrueda, presa de	EDSO	Barranco de Tirajana, bajo la presa de La Sorrueda	28RDR4784 28RDR4783 28RDR4884 28RDR4883 28RDR4882	300- 500	S- SE	Inframediterráneo	Árido/ semiárido inferior	Sector Paleocanario. Lavas basálticas de los Ciclos I (Mioceno Medio) y Roque Nublo (Plioceno).	Suelos pardos y marrones, y litoseles	
Tasartico, bco. de	EDT	Degollada de Tasartico	28RDR2390	550-600	300°E-SE	Inframediterráneo	Semiárido inferior	Sector Paleocanario. Formaciones basálticas del Ciclo I (dominio extracaldera). Mioceno Medio. Lavas variadas.	Litoseles y suelos marrones	
Temisas-I	EDTE	Lomo de la Cruz	28RDR5186	450- 650	240° O-SO	Inframediterráneo	Semiárido inferior	Sector Paleocanario. Formaciones basálticas del Ciclo I (dominio extracaldera). Mioceno Medio. Lavas variadas.	Litoseles y suelos marrones	
Temisas-II	EDTEM	De Temisas a Zamora, pasando por el barranco de Temisas	28RDR4987	750- 900	140° S-SE	Termomediterráneo	Semiárido superior	Sector Paleocanario. Formaciones sálicas del Ciclo I (dominio extracaldera). Fonolitas.	Litoseles y suelos marrones	
Bco. de Los Vicentillos	EDV	Barranco de Los Vicentillos- barranco de Fataga, bajo el Lomo de la Abejerilla	28RDR4280	350- 450	S	Inframediterráneo	Semiárido inferior	Sector Paleocanario. Formaciones sálicas del Ciclo I (dominio extracaldera). Fonolitas.	Litoseles y suelos marrones	

Tabla 2.4.4. Continuación.

Taxon/ Población	Abreviat.	Topónimos	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Termotipo	Ombrotipo	Geología	Edafología (Fdez. Caldas, 1988)
<i>E. callithyrsum</i>									
Lagunetas	ECL	El Lomo la Solana	28RDR4398	1150- 1350	80° E-NE	Mesomediterráneo inferior	Subhúmedo	Sector Neocanario. Ciclo Roque Nublo. Episodios magmáticos del Plioceno. Brechas liticas.	Andosoles, suelos pardos ándicos y suelos fersialíticos.
La Lechucilla	ECLE	Barranco de La Higuera, aguas debajo de la Presa de La Lechucilla	28RDR4595	1100- 1250	40° N-NE	Mesomediterráneo inferior	Subhúmedo	Sector Neocanario. Ciclo Roque Nublo. Episodios magmáticos del Plioceno. Brechas liticas y lavas.	Suelos pardos y rankers
Bco. de Los Mocanes	ECMO	Bco. de Los Mocanes	28RDR5094	600- 950	N-NE	Termomediterráneo	Seco superior	Sector Neocanario. Episodios sedimentarios del Pleistoceno. Depósitos de deslizamiento; Ciclo Roque Nublo. Episodios magmáticos del Plioceno. Brechas liticas	Andosoles, suelos pardos ándicos y suelos fersialíticos.
Tenteniguada	ECT	Abarca una gran extensión, desde Los Picachos hasta El Espigón, pasando por Montaña Gorda, El barranco de La Coruña, El Roque del Pino, El Roque Grande, Los órganos y el barranco de La Capellanía	28RDR4694 28RDR4795 28RDR4794 28RDR4793 28RDR4894 28RDR4893	1050-1500	Orientación general N-N-E	gene-mesomediterráneo inferior	subhúmedo	Sector Neocanario. Ciclo Roque Nublo. Episodios magmáticos del Plioceno. Intrusiones y lavas fonolíticas, lavas basálticas, conos de tefra y brechas liticas.	Andosoles, suelos pardos ándicos y suelos fersialíticos.
Bco. de Antona	ECUANT	Barranco de Antona o de La Mina	28RDR4598	850-1100	0° N	termomediterráneo	subhúmedo	Sector Neocanario. Ciclo Post-Roque Nublo. Episodios magmáticos del Pleistoceno. Lavas basálticas.	Suelos pardos y litosoles
Añíez	ECUARI	Entre el Lomo el Gallego y San Isidro	28RDS4500	1000- 1050	0° N	termomediterráneo	subhúmedo	Sector Neocanario. Ciclo Roque Nublo. Episodios magmático del Plioceno. Lavas basálticas y brechas liticas.	Andosoles, suelos pardos ándicos y suelos fersialíticos.
Utíaca	ECUU	Junto a una casa a las afueras de Utíaca	28RDR4599	800	N	Termomediterráneo	Subhúmedo	Sector Neocanario. Ciclo Roque Nublo. Episodios magmáticos del Plioceno. Brechas liticas.	Suelos pardos y litosoles

Tabla 2.4.4. Continuación.

Taxon/ Población	Abreviat.	Topónimos	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Termotipo	Ombrotipo	Geología	Edafología (Fdez. Caldas, 1988)
<i>E. callithyrsum</i>									
Valsendero	ECVAL	Barranco del Andén, frente a Las Longueras	28RDS4201	1000-1150	280°O-NO	Mesomediterráneo inferior	Subhúmedo	Sector Neocanario. Ciclo Roque Andosoles, suelos pardos Nublo. Episodios magmático del ándicos y suelos fersialiti-Plioceno. Brechas líticas y lavas cos basálticas.	
El Hornillo- Fagagesto	ECH	Laderas del barranco de Agaete, entre el caserío de El Hornillo y Los Berrazales	28RDR3503 28RDR3504	400- 950	N-NO	Termomediterráneo	Seco superior	Sector Neocanario. Ciclos I, Roque Nublo y Episodios volcánicos recientes. Mioceno Medio- Superior, Plioceno y Pleistoceno. Episodios sedimentarios, arenas y conglomerados fonolíticos, brechas líticas y lavas basaníticas.	Litosoles y rankers
<i>E. onosmifolium</i>									
Inagua	EOI núcleo 1	Barranco de Las Casillas	28RDR2791	1000- 1150	O-SO	Termomediterráneo	Seco inferior	Sector Paleocanario. Formaciones sálicas del Ciclo I (dominio intracaldera). Ignimbritas traquítico- riolíticas, lavas, brechas y fonolitas.	Suelos pardos y rankers
	EOI núcleo 2		28RDR2889	900- 1000	S	Mesomediterráneo inferior	Seco superior	Sector Paleocanario. Formaciones sálicas del Ciclo I (dominio intracaldera). Ignimbritas traquítico- riolíticas, lavas, brechas y fonolitas.	Litosoles y rankers
	EOI núcleo 3	Barranco de La Manta	28RDR2989	850- 1050	S	Mesomediterráneo inferior	Seco superior	Sector Paleocanario. Formaciones sálicas del Ciclo I (dominio intracaldera). Ignimbritas traquítico- riolíticas, lavas, brechas y fonolitas.	Litosoles y rankers
Los Lajeales	EOTA	Bajo los Riscos de Tirajana, entre La Culata y el Lomo de Vera, pasando por el barranco de La Culata	28RDR4392 28RDR4391 28RDR4492 28RDR4491	1350- 1000	25° N-NE	Termomediterráneo	Subhúmedo	Lavas basálticas y brechas líticas del Ciclo Post- Roque Nublo (Plioceno), sobre las que se encuentran depósitos de deslizamiento gravitacionales de gran espesor (brechas y materiales epiclásticos) de los episodios sedimentarios recientes.	Suelos pardos y litosoles
Ayacata	EOOA	Bajo los riscos de Ayacata, entre los barrancos de Ayacata y Meca	28RDR4092	1400- 1450	N	Mesomediterráneo inferior	Subhúmedo	Sector Paleocanario. Ciclo Roque Nublo. Brechas líticas y localmente ignimbritas.	Litosoles y rankers

Tabla 2.4.4. Continuación.

Taxon/ Población	Abreviat.	Topónimos	UTM 1x1	Altitud (m.s.n.m.)	Orientación	Termotipo	Ombrotipo	Geología	Edafología (Fdez. Caldas, 1988)
<i>E. onosmifolium</i>									
Ayacata- Pajonales	EOOAP	Entre la junta de los barrancos de Soria y Ayacata	28RDR3791	1150- 950	220° S-SO	Termomediterráneo	Seco superior	Sector Paleocanario. Formaciones sálicas del Ciclo I (dominio intracaldera). Ignimbritas traquítico- riolíticas, lavas y brechas.	Suelos pardos y rankers
Degollada de La Cruz Grande	EOOCG	Entre el Morro de la Cruz Grande y el Paso de la Herradura	28RDR4189	1150- 1300	N	Termomediterráneo	Seco superior	Sector Paleocanario. Formaciones sálicas del Ciclo I (dominio intracaldera). Ignimbritas traquítico- riolíticas, lavas y brechas.	Suelos pardos y rankers
Chira	EOOCH	Entre el Morro de la Hierba Huerto y el Alto de Cho Eusebio	28RDR3886 28RDR3887	1050- 1100	O	Termomediterráneo	Seco inferior	Sector Paleocanario. Ciclo I (dominio extracaldera). Mioceno Medio y Superior. Ignimbritas y fonolitas variadas.	Suelos pardos y litosoles
El Rincón	EOORIN	Bajo los Riscos de Chapín	28RDR3899	1300- 1600	265°O-SO	Mesomediterráneo inferior	Subhúmedo	Sector Paleocanario. Ciclo Roque Nublo: brechas líticas; y Post Roque Nublo: lavas basálticas.	Litosoles y rankers
San Bartolomé de Tirajana	EOOTI	Barranco de Tirajana	28RDR4289	950- 1050	50° E-NE	Termomediterráneo	Seco inferior	Sector Paleocanario. Plioceno. Depósitos de deslizamiento del ciclo Post Roque Nublo.	Suelos sódicos, salinos y suelos marrones
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>									
Mña. de El Cedro	EOSC	Montaña de El Cedro	28RDR2094 28RDR2093	550-700	N-NE	Inframediterráneo	Semiárido inferior	Sector Paleocanario. Ciclo I (dominio extracaldera). Mioceno Medio. Lavas basanítico alcalinas e ignimbritas riolíticas y riolítico- mugearíticas.	Litosoles y suelos marrones
Guguy	EOSGG	Degollada de Aguas Sabinas	28RDR1989 28RDR1990	400- 500	0° N	Inframediterráneo	Semiárido inferior	Sector Paleocanario. Mioceno Medio. Ciclo I: lavas variadas de las formaciones basálticas y localmente ignimbritas de las formaciones sálicas (dominio extracaldera).	Litosoles y suelos marrones
Bco. de El Portezuelo	EOSP	Barranco de El Portezuelo	28RDR2390	500- 650	O	Inframediterráneo	Semiárido inferior	Sector Paleocanario. Mioceno Medio. Formaciones basálticas del Ciclo I. Lavas variadas.	Litosoles y suelos marrones

Tabla 2.4.5. Poblaciones naturales: listado de las especies acompañantes. El código de las poblaciones puede consultarse en la tabla 2.4.1.

		E. decaisnei																E. callithyrsum								E. conosmifolium								E. conosmifolium ssp. spectabile			
		EDA	EDAG	DAGU	EDAY	EDAZ	EDB	EDC	EDCA	EDHP	EDM	EDPA	EDPB	EDSO	EDT	EDTE	DETM	EDV	ECUANT	ECUARI	ECH	ECLA	ECLE	ECMO	ECT	ECVAL	EOA	EOAP	EOCH	EOCG	EOI	EOIN	EOTAI	EOTI	EOSC	EOSGG	EOSP
Adenocarpus foliolosus (Aiton) DC. var. foliolosus	Fabaceae																		*	*			*		*	*											
Adiantum capillus-veneris L. var. capillus- veneris	Adiantaceae					*																															
Aeonium castello-paivae Bolle	Crassulaceae																																				
Aeonium gomerense Praeger	Crassulaceae																																				
Aeonium manriqueorum Bolle	Crassulaceae	*					*	*				*	*						*	*	*	*	*	*	*	*				*		*	*	*			
Aeonium percarneum (Murray) Pit. & Proust	Crassulaceae	*		*		*	*	*	*			*	*	*		*			*		*	*		*	*	*			*	*	*	*	*	*			
Aeonium simsii (Sweet) Stearn	Crassulaceae																						*		*		*			*	*	*	*	*		*	
Aeonium spatulatum (Hornem.) Praeger	Crassulaceae																							*													
Aeonium subplanum Praeger	Crassulaceae																								*												
Aeonium undulatum Webb & Berth.	Crassulaceae																		*	*		*		*	*	*		*									
Aeonium virgineum Webb ex Christ	Crassulaceae					*																													*		*
Agave americana L. (Agavaceae)	Agavaceae		*	*			*		*				*			*	*		*		*	*	*					*			*	*	*	*			*
Ageratina adenophora (Spreng.) King et Robins	Asteraceae					*				*									*	*	*	*		*	*	*					*					*	
Aichryson laxum (Haw.) Bramw.	Crassulaceae																		*	*																	
Allagopapus dichotomus (L.fil.) Cass.	Asteraceae			*													*																				*
Allagopapus viscosissimus Bolle	Asteraceae											*																									
Allium sp.	Liliaceae																		*		*			*							*						
Anagallis arvensis L.	Primulaceae						*																	*													
Andryala pinnatifida Ait.	Asteraceae																		*	*	*										*	*		*			
Apollonias barbujana (Car.) Bornm. ssp. barbujana	Lauraceae																																				
Argyranthemum adauctum (Link) Humphr.. ssp. canariense (Sch. Bip.) Humphr.	Asteraceae				*																			*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Argyranthemum adauctum (Link) Humphr. ssp. gracile (Sch. Bip.) Humphr.	Asteraceae								*																			*		*	*	*	*	*	*	*	*
Argyranthemum adauctum (Link) Humphr.. ssp. jacobaeifolium (Sch. Bip.) Humphr.	Asteraceae																		*																		
Argyranthemum broussonetii (Pers.) Humphr. ssp. gomerensis Humphr.	Asteraceae																																				
Argyranthemum callibrysum (Svent.) Humphr.	Asteraceae																																				

Tabla 2.4.5. Continuación.

		<i>E. decaisnei</i>														<i>E. callithyrsum</i>							<i>E. conosmifolium</i>							<i>E. conosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>									
		EDA	EDAG	DAGU	EDAY	EDAZ	EDB	EDC	EDCA	EDHP	EDM	EDPA	EDPB	EDSO	EDT	EDTE	DTEM	EDV	ECUANT	ECUARI	ECH	ECLA	ECLE	ECMO	ECT	ECVAL	EOA	EOAP	EOCH	EOCG	EOI	EOIN	EOTAI	EOTI	EOSC	EOSGG	EOSP		
<i>Argyranthemum escairei</i> (Svent.) Humphr.	Asteraceae						*					*		*	*																					*	*	*	
<i>Argyranthemum filifolium</i> (Sch. Bip.) Humphr.	Asteraceae										*																												
<i>Argyranthemum frutescens</i> (L.) Sch. Bip.	Asteraceae					*																																	
<i>Argyranthemum ludii</i> Humphr.	Asteraceae	*																																					
<i>Artemisia canariensis</i> Less	Asteraceae			*		*	*			*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						*	*	*			*	
<i>Artemisia ramosa</i> Chr. Sm.	Asteraceae										*																												
<i>Arum italicum</i> Mill.	Araceae									*									*	*	*	*	*	*	*														
<i>Arundo donax</i> L.	Poaceae																*		*		*	*	*	*	*	*						*	*	*			*		
<i>Asparagus arborescens</i> Willd.	Liliaceae									*																													
<i>Asparagus pastorianus</i> Webb & Berth.	Liliaceae			*		*	*	*		*						*																*							
<i>Asparagus plocamoides</i> Webb ex Svent.	Liliaceae							*	*			*					*				*	*		*								*					*		
<i>Asparagus umbellatus</i> Link.	Liliaceae		*			*	*																			*													
<i>Asphodelus aestivus</i> Brot.	Liliaceae	*																		*					*						*								
<i>Asphodelus</i> sp.(talla grande)	Liliaceae							*			*	*								*	*			*							*			*		*	*		
<i>Atalanthus pinnatus</i> (L. fil.) D. Don.	Asteraceae	*		*	*	*	*	*				*		*	*				*	*	*	*	*	*	*	*	*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Aichryson laxum</i> (Haw.) Brav.	Crassulaceae					*													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*				*	*	*	*	*	*	*	
<i>Aichryson porphyrogenetos</i> Bolle	Crassulaceae																		*	*			*	*															
<i>Aichryson punctatum</i> (Chr. Sm. ex Buch) Webb & Berth.	Crassulaceae					*													*	*	*	*	*	*	*	*	*												
<i>Bencomia caudata</i> (Ait.) Webb & Berth.	Rosaceae																		*	*	*				*														
<i>Bosea yerbamora</i> L.	Amaranthaceae																			*				*															
<i>Bryonia verrucosa</i> Dryand.	Cucurbitaceae									*				*							*			*		*													
<i>Bupleurum salicifolium</i> R. Br. in Buch	Apiaceae																																*						
<i>Campylanthus salsoloides</i> (L. fil.) Roth	Scrophulariaceae	*	*			*	*					*		*		*	*	*																					
<i>Canarina canariensis</i> (L.) Vatke	Campanulaceae							*											*	*	*				*		*												
<i>Carlina canariensis</i> Pit.	Asteraceae			*	*							*		*	*	*	*	*			*							*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Carlina salicifolia</i> (L. fil.) Cav. var. <i>salicifolia</i>	Asteraceae												*						*	*	*	*	*	*	*	*	*				*								
<i>Carlina texedae</i> Marrero	Asteraceae																										*	*	*			*							

Tabla 2.4.5. Continuación.

		<i>E. decaisnei</i>																<i>E. callithyrsum</i>								<i>E. conosmifolium</i>							<i>E. conosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>									
		EDA	EDAG	DAGU	EDAY	EDAZ	EDB	EDC	EDCA	EDHP	EDM	EDPA	EDPB	EDSO	EDT	EDTE	DTM	EDV		ECUANT	ECUARI	ECH	ECLA	ECLE	ECMO	ECT	ECVAL		EOA	EOAP	EOCH	EOCG	EOI	EOIN	EOTAI	EOTI		EOSC	EOSGG	EOSP		
<i>Castanea sativa</i> Mill.	Fagaceae																				*					*																
<i>Ceropegia fusca</i> Bolle	Asclepiadaceae	*									*																						*									
<i>Chamaecytisus proliferus</i> (L. fil.) Link	Fabaceae											*					*			*	*	*	*	*	*	*			*	*	*	*	*	*	*	*						
<i>Cheiranthus falcisectus</i> Montelongo & Moraleda	Asteraceae																	*																					*			
<i>Cistus monspeliensis</i> L.	Cistaceae							*			*	*										*											*	*	*	*						
<i>Cistus symphytifolius</i> Lam.	Cistaceae																													*	*	*	*			*						
<i>Cuscuta</i> sp.	Convolvulaceae	*	*	*		*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*					*				*			*	*	*	*	*	*	*	*	*					
<i>Neochamaelea pulverulenta</i> (Vent.) Erdtm.	Cneoracea							*				*			*																											
<i>Convolvulus glandulosus</i> (Webb) Hallier	Convolvulaceae													*																		*										
<i>Convolvulus floridus</i> L. fil.	Convolvulaceae						*	*																																		
<i>Crambe gomeræ</i> Webb ex Christ	Brassicaceae																																									
<i>Crambe pitzelii</i> Bolle	Brassicaceae																				*			*	*	*																
<i>Descurainia preauxiana</i> (Webb) O. R. Schulz	Brassicaceae													*																			*		*			*	*			
<i>Dichoranthus plocamoides</i> Webb	Caryophyllaceae																																									
<i>Dracunculus canariensis</i> Kunth	Araceae					*	*														*	*	*		*		*															
<i>Drusa glandulosa</i> (Poir.) Bornm.	Apiaceae													*							*	*	*	*	*	*	*										*	*				
<i>Echium acanthocarpum</i> Svent.	Boraginaceae																																									
<i>Echium callithyrsum</i> Webb ex Bolle	Boraginaceae																				*	*	*	*	*	*	*	*														
<i>Echium decaisnei</i> Webb ssp. <i>decaisnei</i>	Boraginaceae	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																*	*	*			*	*	*		
<i>Echium onosmifolium</i> Webb ssp. <i>onosmifolium</i>	Boraginaceae			*							*						*												*	*	*	*	*	*	*	*						
<i>Echium onosmifolium</i> Webb ssp. <i>spectabile</i> Kunk.	Boraginaceae						*																														*	*	*			
<i>Echium plantagineum</i> L.	Boraginaceae						*													*	*	*			*																	
<i>Erica arborea</i> L.	Ericaceae																																									
<i>Erodium</i>	Geraniaceae																				*	*				*																
<i>Erucastrum cardaminoides</i> (Webb ex Christ) O. E. Schulz	Brassicaceae	*																			*																					
<i>Erysimum albescent</i> (Webb & Berth.) Bramw.	Brassicaceae			*																					*		*						*									
<i>Encalyptus</i>	Myrtaceae						*														*																					

Tabla 2.4.5. Continuación.

		<i>E. decaisnei</i>																	<i>E. callithyrsum</i>								<i>E. conosmifolium</i>							<i>E. conosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>				
		EDA	EDAG	DAGU	EDAY	EDAZ	EDB	EDC	EDCA	EDHP	EDM	EDPA	EDPB	EDSO	EDT	EDTE	DTEM	EDV	ECUANT	ECUARI	ECH	ECLA	ECLE	ECMO	ECT	ECVAL	EOA	EOAP	EOCH	EOCG	EOI	EORIN	EOTAI	EOTI	EOSC	EOSGG	EOSP	
<i>Euphorbia balsamifera</i> Ait.	Euphorbiaceae	*		*		*		*			*																											
<i>Euphorbia canariensis</i> L.	Euphorbiaceae	*		*				*		*	*	*			*																						*	
<i>Euphorbia regis-jubae</i> Webb & Berth.	Euphorbiaceae	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*			*		*		*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Ferula linkii</i> Webb	Apiaceae	*									*	*	*		*			*		*	*	*	*	*		*	*					*	*	*	*	*	*	
<i>Forsskealea angustifolia</i>	Urticaceae		*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*		*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Frankenia ericifolia</i> Chr. Sm. ex DC. ssp. <i>ericifolia</i>	Frankeniaceae	*		*		*		*					*	*		*															*							
<i>Frankenia capitata</i> Webb & Berth.	Frankeniaceae					*																																
<i>Fumaria</i> sp	Fumariaceae																			*					*													
<i>Galium</i> sp.	Rubiaceae																			*	*		*															
<i>Geranium</i> sp.	Geraniaceae																								*													
<i>Gladiolus italicus</i> Mill.	Iridaceae							*																	*													
<i>Greenovia aurea</i> (Chr. sm. ex Hornem.) Webb & Berth.	Crassulaceae																			*	*	*	*	*	*													
<i>Habenaria tridactylites</i> Lindl.	Orchidaceae																			*	*	*																
<i>Hedera canariensis</i> Willd.	Araliaceae																			*																		
<i>Heliotropium bacciferum</i> Forssk.	Boraginaceae																*																					
<i>Helianthemum canariense</i> Pers.	Cistaceae	*																																				
<i>Hyperbentia birta</i> (L.) Stapf	Poaceae	*		*				*					*			*						*										*						
<i>Hypericum canariense</i> L.	Guttiferae																			*	*			*	*													
<i>Hypericum coadunatum</i> Chr. Sm. ex Link	Guttiferae																			*				*	*													
<i>Hypericum grandiflorum</i> Choisy	Guttiferae																			*	*			*	*	*	*											
<i>Hypericum reflexum</i> L. fil.	Guttiferae											*								*	*	*		*	*	*	*					*		*				
<i>Diitrichia viscosa</i> (L.) Greuter	Asteraceae	*				*		*				*							*		*			*	*		*	*	*		*		*					
<i>Juncus</i> sp.	Juncaceae					*																													*			
<i>Juniperus phoenicea</i> L.	Cupressaceae																																					
<i>Kickxia scoparia</i> (Brouss.) Kunk. & Sund.	Scrophulariaceae	*		*							*			*	*	*																				*	*	
<i>Kleinia nerifolia</i> Haw	Asteraceae	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*				*			*				*	*		*	*	*	*	*	*	*	
<i>Lathyrus</i> sp	Fabaceae		*			*	*	*		*										*	*	*	*	*	*	*	*											
<i>Launaea arborescens</i> (Batt.) Murb.	Asteraceae	*	*	*		*		*			*	*	*		*	*						*	*	*	*	*			*	*								

Tabla 2.4.5. Continuación.

		<i>E. decaisnei</i>																<i>E. callithyrsum</i>								<i>E. conosmifolium</i>							<i>E. conosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>				
		EDA	EDAG	DAGU	EDAY	EDAZ	EDB	EDC	EDCA	EDHP	EDM	EDPA	EDPB	EDSO	EDT	EDTE	DTEM	EDV	ECUANT	ECUARI	ECH	ECLA	ECLE	ECMO	ECT	ECVAL	EOA	EOAP	EOCH	EOCG	EOI	EOIN	EOTAI	EOTI	EOSC	EOSGG	EOSP
<i>Laurus azorica</i> (Seub.) Franco var. <i>azorica</i>	Lauraceae																			*						*											
<i>Lavandula multifida</i> L. ssp. <i>canariensis</i> (Mill.) Pit. & Pr.	Lamiaceae	*	*		*	*	*						*	*		*					*															*	
<i>Lavandula minutolii</i> Bolle var. <i>minutolii</i>	Lamiaceae			*					*		*	*			*	*	*											*	*		*		*	*			*
<i>Lavatera acericiifolia</i> Cav. var. <i>acericiifolia</i>	Malvaceae						*														*																
<i>Limonium sventenii</i> Santos & Fernández	Plumbaginaceae	*																																			
<i>Lobularia canariensis</i> (DC.) Borgen	Brassicaceae			*		*	*		*		*			*			*			*	*	*	*	*	*	*	*	*			*	*	*	*	*	*	*
<i>Lotus holosericeus</i> Webb & Berth	Fabaceae																										*			*	*						
<i>Lotus spartioides</i> Webb & Berth	Fabaceae																								*					*							
<i>Lupinus</i> sp	Fabaceae																			*	*																
<i>Lycium intricatum</i> Boiss.	Solanaceae	*	*					*			*					*																					
<i>Marrubium vulgare</i> L.	Lamiaceae																			*			*		*												
<i>Ceballosia fruticosa</i> (L. fil.) Kunk.	Boraginaceae		*			*																															
<i>Mesembrianthemum crystallinum</i>	Aizoaceae					*										*																					
<i>Satureja benthamii</i> (Webb & Berth.) Briq.	Lamiaceae			*																							*			*	*	*					
<i>Satureja helianthemifolia</i> (Webb & Berth.) Briq.	Lamiaceae													*																							
<i>Satureja lanata</i> Chr. Sm. ex Link in Buch	Lamiaceae			*																							*			*							
<i>Satureja leucantha</i> (Svent. ex Pérez) Willemse	Lamiaceae											*																									
<i>Satureja tenuis</i> Link in Buch	Lamiaceae	*						*	*		*	*			*						*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Satureja varia</i> (Berth.) Webb & Berth. ex Briq.	Lamiaceae	*	*					*	*	*										*	*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Monanthes brachycaulon</i> (Webb & Berth) Lowe	Crassulaceae	*	*		*	*														*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*				*	*	*
<i>Monanthes laxiflora</i> (DC.) Bolle	Crassulaceae				*															*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*			*	*	*	*
<i>Monanthes polyphylla</i> Haw.	Crassulaceae	*			*	*	*							*						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*
<i>Leopoldia comosa</i> (L.) Parl.	Liliaceae							*												*	*			*	*	*	*				*	*					
<i>Myrica faya</i> Ait.	Myricaceae																																				
<i>Nauplius odorus</i> Sch. Bip.	Asteraceae			*						*	*			*	*	*	*	*																	*	*	*
<i>Myrica faya</i> Ait.	Myricaceae																																				
<i>Nauplius odorus</i> Sch. Bip.	Asteraceae			*						*	*			*	*	*	*	*																	*	*	*

Tabla 2.4.5. Continuación.

		<i>E. decaisnei</i>														<i>E. callithyrsum</i>							<i>E. conosmifolium</i>							<i>E. conosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>									
		EDA	EDAG	DAGU	EDAY	EDAZ	EDB	EDC	EDCA	EDHP	EDM	EDPA	EDPB	EDSO	EDT	EDTE	DTEM	EDV	ECUANT	ECUARI	ECH	ECLA	ECLF	ECMO	ECT	ECVAL	EOA	EOAP	EOCH	EOCG	EOI	EOIN	EOTAI	EOTI	EOSC	EOSGG	EOSP		
<i>Nauplius stenophyllus</i> (Link) Webb & Berth.	Asteraceae										*			*	*									*															
<i>Nicotiana glauca</i> Grah.	Solanaceae				*						*	*		*																									
<i>Olea europaea</i> L.	Oleaceae						*																	*															
<i>Ononis angustissima</i> Lam.	Fabaceae				*			*			*	*	*	*																						*	*	*	
<i>Onopordum carduelinum</i> Bolle	Asteraceae																								*														
<i>Opbrys bombyliflora</i> Link	Orchidaceae																		*																				
<i>Opuntia</i> sp.	Cactaceae	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Orobanche</i> sp.	Orobanchaceae																		*												*								
<i>Oxalis</i> sp	Oxalidaceae					*	*			*									*	*	*	*	*	*	*	*	*									*	*	*	
<i>Pancratium canariense</i> Ker-Gawl.	Amaryllidaceae											*									*															*	*	*	
<i>Papyrus</i>					*																																		
<i>Parolinia filifolia</i> Kunk.	Brassicaceae											*		*																	*								
<i>Parolinia ornata</i> Webb.	Brassicaceae	*													*		*																						
<i>Parolinia glabriuscula</i> Montelongo & Bramwell	Brassicaceae						*																																
<i>Paronychia canariensis</i> Juss.	Caryophyllaceae																*						*	*	*						*								
<i>Pennisetum</i> sp	Poaceae	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			*																*		*			
<i>Periploca laevigata</i> Ait.	Asclepiadaceae	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																					
<i>Phagnalon</i> sp	Asteraceae							*		*	*	*	*	*					*	*				*	*			*	*	*	*	*	*	*	*				
<i>Phoeniculum vulgare</i>	Apiaceae	*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*							*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
<i>Phoenix canariensis</i> Chab.	Arecaceae		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																		*							
<i>Pimpinella junoniae</i> Ceb. & Ort.	Apiaceae																																						
<i>Pinus canariensis</i> Chr. Sm. ex DC. in Buch	Pinaceae			*							*													*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*				
<i>Pistacia lentiscus</i> L.	Anacardiaceae					*			*																												*		
<i>Plantago arborescens</i> Poiret	Plantaginaceae															*									*														
<i>Plocama pendula</i> Ait.	Rubiaceae	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																									
<i>Polycarpea filifolia</i> Webb ex Christ.	Caryophyllaceae					*																																	
<i>Polypodium macaronesicum</i> Bobrov s.l.	Polypodiaceae																		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*										
<i>Chrysoprenanthes pendula</i> (Sch. Bip.) Bramwell	Asteraceae										*									*																*			
<i>Psoralea bituminosa</i>	Fabaceae	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn.	Hypolepidaceae																		*	*		*	*	*	*	*	*												
<i>Pterocephalus dumetorum</i> (Brouss. ex Willd.) Coult.	Dipsacaceae																										*				*	*							
<i>Ranunculus cortusifolius</i> Willd.	Ranunculaceae																		*	*	*		*	*	*	*	*				*	*	*						

Tabla 2.4.5. Continuación.

		<i>E. decaisnei</i>																<i>E. callithyrsum</i>								<i>E. conosmifolium</i>							<i>E. conosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>								
		EDA	EDAG	DAGU	EDAY	EDAZ	EDB	*EDC	EDCA	EDHP	EDM	EDPA	EDPB	EDSO	*EDT	EDTE	DTM	EDV		ECUANT	ECUARI	ECH	ECLA	ECLF	ECMO	ECT	ECVAL		EOA	EOAP	EOCH	EOCG	EOI	EORIN	EOTAI	EOTI		*EOSC	EOSGG	*EOSP	
<i>Reichardia ligulata</i> (Vent.) Kunk. & Sund.	Asteraceae							*							*																								*		*
<i>Reseda</i> sp	Resedaceae																															*									
<i>Retama raetam</i> (Forssk.) Webb & Berth.	Fabaceae						*																																		
<i>Ricinus communis</i> L.	Euphorbiaceae					*																																			
<i>Romulea columnae</i> Seb. & Mauri	Iridaceae																				*																				
<i>Rubia agostinboi</i> Dans & Silva	Rubiaceae																				*	*																			
<i>Rubia fruticosa</i> Ait.	Rubiaceae	*	*	*		*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*						*											*					*	*	*
<i>Rubus</i>	Rosaceae					*															*	*	*	*	*	*	*	*							*						
<i>Rumex lunaria</i> L.	Polygonaceae			*		*	*						*		*	*					*		*			*						*	*	*		*	*	*			
<i>Salix canariensis</i> Chr. Sm.	Salicaceae					*															*														*					*	
<i>Samolus valerandi</i> L.	Primulaceae					*																*																			
<i>Sabia canariensis</i> L.	Lamiaceae	*	*		*	*		*		*	*	*		*		*					*	*				*				*			*	*	*				*	*	*
<i>Scilla haemorrhoidales</i> Webb & Berth.	Liliaceae	*						*																																*	
<i>Scrophularia calliantha</i> Webb & Berth.	Scrophulariaceae																				*																				
<i>Semele androgyna</i> (L.) Kunth.	Liliaceae																										*														
<i>Pericallis webbii</i> (Sch. Bip.) Bolle	Asteraceae																				*	*	*	*	*	*	*	*						*						*	
<i>Sideritis dasygnaphala</i> (Webb & Berth.) Clos.	Lamiaceae				*						*															*			*	*					*						
<i>Sideritis perezii</i> (Negrin) Marrero	Lamiaceae																																								
<i>Silene</i> sp	Caryophyllaceae																				*	*				*			*					*	*						
<i>Silene tamaranae</i> Bramwell	Caryophyllaceae																									*															
<i>Sonchus oleraceus</i> Dum. Cours.	Asteraceae	*			*			*		*		*	*								*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Sonchus brachylobus</i> Webb & Berth.	Asteraceae							*														*		*																	
<i>Sonchus canariensis</i> (Sch. Bip) Boulos	Asteraceae																					*																			
<i>Sonchus hierrensis</i> (Pitard) Boulos	Asteraceae																																								
<i>Sonchus platylepis</i> Webb & Berth.	Asteraceae							*																		*															
<i>Sonchus regis-jubae</i> Pitard	Asteraceae																									*															
<i>Camptoloma canariensis</i> (Webb & Berth.) O. Hill	Scrophulariaceae					*																																			*

Tabla 2.4.5. Continuación.

		<i>E. decaisnei</i>																<i>E. callithyrsum</i>								<i>E. conosmifolium</i>								<i>E. conosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>				
		EDA	EDAG	DAGU	EDAY	EDAZ	EDB	EDC	EDCA	EDHP	EDM	EDPA	EDPB	EDSO	EDT	EDTE	DTEM	EDV	ECUANT	ECUARI	ECH	ECLA	ECLE	ECMO	ECT	ECVAL	EOA	EOAP	EOCH	EOCG	EOI	EORIN	EOTAI	EOTI	EOSC	EOSGG	EOSP	
<i>Tamarix</i> sp.	Tamaricaceae					*						*								*	*					*												
<i>Tamus edulis</i> Lowe	Dioscoreaceae																		*	*						*												
<i>Gonospermum ferulaceum</i> (Webb & Berth.) Febles	Asteraceae													*																			*				*	
<i>Teline canariensis</i> (L.) Webb & Berth.	Fabaceae																										*	*	*	*		*						
<i>Teline microphylla</i> (DC.) Gibbs & Dingwall	Fabaceae				*				*								*		*	*				*	*								*					
<i>Teline rosmarinifolia</i> Webb & Berth.	Fabaceae											*																										
<i>Teline stenopetala</i> Webb & Berth.	Fabaceae																						*															
<i>Teucrium heterophyllum</i> L' Hér.	Lamiaceae											*																										
<i>Todaroa montana</i> Webb ex Christ.	Apiaceae																		*	*	*	*			*	*						*	*	*				
<i>Umbiculus</i> sp	Crassulaceae																		*	*	*	*		*	*		*						*				*	*
<i>Urospermum picroides</i> (L.) Scop. ex F. W. Schmidt	Asteraceae																		*																			
<i>Urtica morifolia</i> Poir	Urticaceae																		*			*	*		*	*												
<i>Wahlenbergia lobeloides</i> (L.F.) Schrad ex Link.	Campanulaceae																														*							
<i>Whitania aristata</i> (Ait.) Pers.	Solanaceae	*	*			*	*			*																												

Anexo II

3.1. Base legal de la conservación de las especies vegetales en España y Canarias

En este anexo se ofrece información complementaria sobre algunos aspectos referentes a los tratados y leyes a los que se ha hecho referencia en el apartado homónimo de la introducción.

*Estrategia Mundial para la Conservación de las Especies (UNEP/CBD/COP/6/20). Fue elaborada por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza, UICN) en 1980. Su objetivo principal es frenar la pérdida de diversidad de las especies vegetales. Esta estrategia proporciona un marco en el que armonizar las distintas iniciativas existentes en este sentido. Entre sus objetivos principales se encuentran el de detectar deficiencias que requieran de nuevas iniciativas y el de promover la movilización de los recursos necesarios.

* Convenio relativo a la Conservación de la Vida Silvestre y del Medio Natural en Europa o Convenio de BERNÁ (Decisión del Consejo 82/72/CEE, de 3 de diciembre de 1981 –BOE de 1 de octubre de 1986 y de 7 de junio y 5 de diciembre de 1988; relación de especies en el BOE nº 121, de 21.05.97). El objeto de este Convenio es el de garantizar la conservación de la flora y la fauna silvestres y de sus hábitats naturales en Europa. En particular las especies y los hábitats cuya conservación requiere la colaboración de varios Estados. Este tratado concede una atención especial a las especies amenazadas y establece una serie de medidas de protección de para plantas y animales.

* Directiva 92/43/CEE, de 21 de mayo de 1992, relativa a la Conservación de los Hábitats Naturales y de la Fauna y Flora Silvestre o Directiva HÁBITATS

(Diario Oficial de las Comunidades Europeas Nº. 206/7 y siguientes, del 22 de julio de 1992). La transposición al ordenamiento jurídico español de esta Directiva se realizó mediante el Real Decreto 1997/1995, de 7 de diciembre, por el que se establecen medidas para contribuir a garantizar la biodiversidad mediante la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres (BOE nº 310 de 28 de diciembre de 1995; corrección de errores BOE nº 129, de 28 de mayo de 1996). Posteriormente, dicha directiva se modificó mediante la Directiva 97/62/CE, de 27 de octubre, por la que se adapta al progreso científico y técnico la Directiva 92/43/CEE (DOCE nº L305, de 08.11.97). Esta directiva se vió transferida en el ordenamiento jurídico español mediante el Real Decreto 1193/1998, de 12 de junio, por el que se modifica el Real Decreto 1997/1995, de 7 de diciembre (BOE nº 151, de 25.6.98).

Para la definición de los LICs, la directiva establece un conjunto de Hábitats Naturales y de Especies Animales y Vegetales de Interés Comunitario, cuya conservación requiere la designación de Zonas de Especial Conservación (Anexos I y II, respectivamente). También incluye una serie de criterios de selección, sobre los que cada Estado miembro elabora una Lista Nacional de los LICs de su territorio. Esta Lista es elevada hasta la Comisión de la Unión Europea para su aprobación. A partir de las listas nacionales, La Comisión Europea elaborará un proyecto general de Lista de Lugares para cada una de las seis regiones biogeográficas en las que se ha dividido el territorio de la Unión.

En el contexto de España, cada Comunidad Autónoma ha elaborado una lista propia de LICs que fue remitida al Gobierno de la Nación para que éste a su vez elabora la Lista Nacional. La aprobación de la Lista de Lugares de Importancia Comunitaria con Respecto a la Región Biogeográfica Macaronésica fue adoptada mediante la Decisión 2002/11/CEE de la Comisión, de 28 de diciembre de 2001 (DOCE nº L5, de 09.01.02).

* Directiva 79/409/CEE, de 2 de abril de 1979, relativa a la Conservación de las Aves Silvestres o Directiva AVES. Su objeto es el de garantizar la conservación, supervivencia y reproducción de las especies relacionadas en el Anexo I de la Directiva. En aplicación de esta directiva se declaran las Zonas Especiales de Protección para las Aves (ZEPAs) (BOE nº 296, de 11.12.01).

* Ley 4/1989, de 27 de marzo, de Conservación de los Espacios Naturales y de la Flora y Fauna Silvestres (BOE nº 74, de 28.03.89). Observaciones:

- Modificada por las Leyes 40 y 41/1997, de 5 de noviembre, de reforma y por la que se modifica la Ley 4/1989, de 27 de marzo, de Conservación de Espacios Naturales y de la Flora y Fauna Silvestres. (BOE nº 266, de 06.11.97).

- Afecta al Real Decreto Legislativo 1302/1986, de 28 de junio, de Evaluación de Impacto Ambiental. (BOE nº 155, de 30-6-86).

- Modificada por la Ley 53/2002, de 30 de diciembre, de Medidas Fiscales, Administrativas y del Orden Social (BOE nº 313, de 31.12.02).

- Modificada por la Ley 43/2003, de 21 de noviembre, de Montes (BOE nº 280, de 22.11.03)

- Modificada por la Ley 62/2003, de 30 de diciembre, de medidas fiscales, administrativas y del orden social. (BOE nº 313, de 31.12.03)

* Catálogo Nacional de Especies Amenazadas. Está regulado por el Real Decreto 439/1990, de 30 de marzo (BOE nº 82, de 05.04.92). Este Real Decreto se ha visto afectado por:

- Orden 28 de agosto 1996 (BOE de 07.09.96)

- Orden 9 de julio de 1998 (BOE de 20.07.98) (ver más adelante)

- Orden 9 de junio de 1999 (BOE de 22.06.99)
- Orden 10 de marzo 2000 (BOE de 24.03.00)
- Orden 28 mayo 2001 (BOE 05.06.01)
- Orden MAM/2734/2002, de 21 de octubre (BOE 05.11.02)
- Orden MAM/2784/2004, de 28 de mayo (BOE 16.08.04)

* Catálogo Nacional de Especies Amenazadas y De Interés Especial (CNE-ADI). Este nuevo catálogo tendría, en lo que respecta a las especies amenazadas, las siguientes categorías de amenaza: En Peligro de extinción y Vulnerable, desapareciendo la categoría de Sensible a la alteración de su hábitat. Asimismo, de acuerdo con la Sentencia 829/1999, de 18 de mayo, del Tribunal Supremo, en el CNEADI los táxones correspondientes a la categoría De interés especial figurarán en un Listado de Especies Protegidas de Interés Especial, no teniendo el carácter de especies amenazadas.

- Sentencia 829/1999, de 18 de mayo, del Tribunal Supremo. Dicha sentencia manifiesta que la categoría De interés especial no es una categoría de amenaza como tal y, por lo tanto, no debería figurar en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas.

* Decreto Legislativo 1/ 2.000, de 8 de mayo, por el que se aprueba el Texto Refundido de las Leyes de Ordenación del Territorio de Canarias y de Espacios Naturales de Canarias (BOCA nº 60 del lunes 15 de Mayo de 2.000). Este decreto se ha visto modificado por las siguientes leyes:

- Ley 2/2000, de 17.7 (B.O.C. 28.7.2000: art. 61, 63.6, 77.a, 77.e, 201-bis, 228.1, 228.3.a, 229.1-bis, D.T. Segunda, D.F. Primera, Anexo delimitación: Isleta, Chinyero)

- Ley 4/2001, de 6.7 (B.O.C. 9.7.2001: art. 27.6, 201-bis), Ley 6/2001, de 23.7 (B.O.C. 26.7.2001: art. 16), Ley 2/2003, de 30.1 (B.O.C. 10.2.2003: D.T. Segunda)

- Ley 6/2003, de 6.3 (B.O.C. 19.3.2003, Anexo delimitación: Veneguera)

- Ley 19/2003, de 14.4 (B.O.C. 15.4.2003 y 14.5.2003: art. 23.5, 32.2.A.8, 32.2.B.2, 34.c, 36.1.a, 71.1.a, 72.2, 97.b.1, 153.3, 175.1).

Con respecto al ajuste que supone este Decreto entre la Ley 12/1994 y la Ley 9/1999 hay que señalar que “tiene especial importancia en cuanto al objeto y contenido de los Planes de Espacios Naturales Protegidos que se constituyen en instrumentos de ordenación integral de los Espacios Ordenados con potestad para clasificar, calificar y categorizar la totalidad del suelo, incluso de forma pormenorizada, en cualquiera de las clases y categorías de suelo previstas en la Ley de Ordenación del Territorio, con limitaciones específicas para algunas de las categorías de Espacios Naturales establecidas que, con excepción de los Paisajes Protegidos, continúan manteniendo idéntica denominación”.

De acuerdo con lo prevenido en la Ley 11/1990, de 13 de julio, de Prevención del Impacto Ecológico (ver a continuación), en el artículo 245 del Decreto 1/ 2.000 se contemplan las distintas consideraciones como Áreas de Sensibilidad Ecológica con respecto a los Espacios Naturales. Así, los Parques Naturales, Reservas Naturales (Integrales y Especiales), Monumentos Naturales y Sitios de Interés Científico en su totalidad son declarados Áreas de Sensibilidad Ecológica. En el caso de los Paisajes Protegidos, así como las Zonas Periféricas de Protección de los Espacios Naturales Protegidos, podrán declararse Áreas de Sensibilidad Ecológica por sus correspondientes Planes Especiales, por el Plan de Ordenación de los Recursos Naturales o por el correspondiente Decreto de declaración. Finalmente, los Planes de Ordenación de los Recursos Naturales o sus correspondientes Planes Rectores de Uso y

Gestión podrán establecer Áreas de Sensibilidad Ecológica en el seno de los Parques Rurales.

* Ley 11/1990, de 13 de julio, de Prevención del Impacto Ecológico (BOC, nº 92, de 23 de julio de 1990). En el artículo 23 de esta ley se definen las Áreas de Sensibilidad Ecológica, como “aquellas que por sus valores naturales, culturales o paisajísticos intrínsecos, o por la fragilidad de los equilibrios ecológicos existentes o que de ellas dependan, son sensibles a la acción de factores de deterioro o susceptibles de sufrir ruptura en su equilibrio o armonía de conjunto, y se declaren y cataloguen como tales a los efectos previstos en esta normativa. así como el método por el que deben ser declaradas”. El artículo 24 se establece la creación de un catálogo de dichas áreas.

* Medidas legales de protección de las especies en el ámbito de la Comunidad Autónoma Canaria.

En este contexto conviene destacar la modificación del Catálogo Nacional de Especies Amenazadas que supuso la Orden de 9 de julio de 1998, por la que se incluyen determinadas especies en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas y cambian de categoría otras especies que ya estaban incluidas en el mismo (y corrección de errores publicada en el BOE 11 de agosto de 1998 por omisión de los anexos I y II). Esta orden nació como consecuencia de una propuesta que en 1997 presentó la Viceconsejería de Medio Ambiente del GOBCA ante el Comité de Flora y Fauna adscrito a la Comisión Nacional de Protección de la Naturaleza (Órgano consultivo y de cooperación entre el Estado y las C.C.A.A.) para modificar dicho Catálogo, y que fue aceptada.

Con anterioridad, se había promulgado la Orden de 20 de febrero de 1991, sobre protección de especies de la flora vascular silvestre de la Comunidad Autónoma de Canarias (BOC nº 35, de lunes 18 de marzo de 1991). En ella se

otorga un régimen de protección a un conjunto de especies de acuerdo con su inclusión en uno de los tres Anexos de esta orden. Posteriormente, y al amparo de lo que establece la Ley 4/1989, en el año 2001 se creó el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias (Decreto 151/2001, de 23 de julio -BOC nº 97, 1 de agosto de 2001-), que mantiene las mismas categorías de la Ley básica estatal, así como el mismo tipo de medidas de conservación/ recuperación para cada una de ellas.

* Programa Hombre y Biosfera (MaB) (UNESCO, 1970). Nace en el seno de la Conferencia sobre la Conservación y el Uso Racional de los Recursos de la Biosfera de 1968. Su objetivo es el de desarrollar proyectos científicos internacionales para el análisis de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas y su reacción frente a la intervención humana. En el marco de este programa se desarrolló la figura de Reserva de la Biosfera. Se trata de áreas de experimentación donde aplicar estos proyectos. Con ellas se persiguen dos objetivos principales: compatibilizar la conservación de la biodiversidad con el desarrollo socioeconómico y conformar una red de ecosistemas representativos de las distintas regiones biogeográficas de la Tierra. El 29 de julio de 2005 fue declarada la Reserva Natural Especial de Güi-güi (Gran Canaria) como Reserva Mundial de la Biosfera.

* Convención Internacional respecto a la Protección del Patrimonio Mundial, Natural y Cultural (UNESCO, 1972). En el marco de la Conferencia General de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO) de 1972, esta Convención creó la figura de Bien Natural del Patrimonio de la Humanidad como una forma de reconocimiento y protección del medio natural.

* Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres o Convenio CITES. Es un acuerdo internacional concertado entre distintos gobiernos cuya finalidad es la de velar por que el comercio internacional de animales y plantas silvestres no constituya una amenaza para su supervivencia. Se redactó en 1963, como resultado de una resolución aprobada en una reunión de los miembros de la UICN. El texto de la Convención fue finalmente acordado en una reunión de representantes de 80 países, el 3 de marzo de 1973 (BOE de 30 de julio de 1986 y 10 de agosto de 1991; modificaciones a los Apéndices I y II aprobadas en la XII reunión de la Conferencia de las Partes, el 15 de noviembre de 2002 -BOE nº 111, de 09.05.03-), y entró en vigor el 1 de julio de 1975. Este Convenio establece un marco jurídico internacional para prevenir el comercio de especies en peligro de extinción y para regular eficazmente el comercio de otras especies de animales y plantas silvestres.

* Convenio sobre la Diversidad Biológica (CBD). Este convenio, del que la Comunidad Europea y todos sus Estados miembros son Partes, tiene sus orígenes en la Conferencia sobre Medio Ambiente y Desarrollo celebrada en Río de Janeiro en 1992. El CBD está formado por 42 artículos que definen un programa para reconciliar el desarrollo económico con la necesidad de preservar todos los elementos de la diversidad biológica genética, de las especies y los ecosistemas. Este convenio aborda la biodiversidad de los principales tipos de hábitats del mundo, así como otras cuestiones intersectoriales como las zonas protegidas o las especies invasoras (FRITZ, 2006).

Tabla 3.1.1. Categorías para la catalogación de los táxones amenazados y planes de gestión de los mismos previstos en el Decreto 151/2001, de 23 de julio, por el que se crea el Catálogo de Especies Amenazadas de Canarias.

Tipos	Definición	Planes de Gestión
En peligro de extinción (E)	aquellas especies cuya supervivencia es poco probable si los factores causales de su actual situación siguen actuando	Planes de Recuperación
Sensibles a la alteración de su hábitat (S)	aquellas cuyo hábitat característico está particularmente amenazado, en grave regresión, fraccionado o muy limitado	Planes de Conservación del Hábitat
Vulnerables (V)	aquellas que corren el riesgo de pasar a las categorías anteriores en un futuro inmediato si los factores adversos que actúan sobre ellas no son corregidos	Planes de Conservación
De Interés Especial (I)	se podrán incluir las que, sin estar contempladas en ninguna de las precedentes, sean merecedoras de una atención particular en función de su valor científico, ecológico, cultural por su singularidad	Planes de Manejo

Tabla 3.1.2. Criterios y Categorías para la catalogación de los táxones amenazadas 2000, versión 3.1. de la UICN (UICN, 2001).

Tipos	Definición
Extinto (EX)	no queda ninguna duda razonable de que el último individuo existente ha muerto
Extinto en estado silvestre (EW)	sólo sobrevive en cultivo, en cautividad o como población (o poblaciones) naturalizadas completamente fuera de su distribución original
En Peligro Crítico (CR)	se considera que se está enfrentando a un riesgo extremadamente alto de extinción en estado silvestre
En Peligro (EN)	está enfrentando a un riesgo muy alto de extinción en estado silvestre
Vulnerable (VU)	se está enfrentando a un riesgo alto de extinción en estado silvestre
Casi amenazado (NT)	aunque actualmente no se encuentra CR, EN, o VU, pero se considera que está próximo a pertenecer a alguna de estas categorías en el futuro cercano
Preocupación Menor (LC)	no cumple ninguno de los criterios que definen las categorías de EN, VU, o NT
Datos insuficientes (DD)	no hay información adecuada para hacer una evaluación, directa o indirecta, de su riesgo de extinción basándose en la distribución y/o condición de la población
No Evaluado (NE)	todavía no ha sido clasificado en relación a estos criterios

Tabla 3.4.1. *E. callithyrsum*. Resultados del estudio corológico y el censo de las poblaciones naturales. Ntotal= número total de individuos censados. %= porcentaje correspondiente al número total de efectivos del taxon.

Población potencial	Población	Nombre de la cita	UTMs citas previas		UTMs visitadas
			5 x 5	1 x 1	
Bco. de Los Tilos	Bco. de Los Tilos	Bco. de Los Tilos			28RDS4107
Baños de Agaete- El Hornillo- Lugarejos		Baños de Agaete		28RDS3505	28RDS3505
	El Hornillo- El Sao	El Sao		28RDS3504	28RDS3504
		Carretera de Fagagesto a Los Pérez		28RDS3503	28RDS3503
		N de Fagagesto		28RDS3604	28RDS3604
		Presa de Los Pérez		28RDS3402	28RDS3402
	Bco. Hondo	Lugarejos		28RDS3502	28RDS3502
Juncalillo- Pinos de Gáldar		Juncalillo, hacia Los Pinos de Gáldar	28RDS3500		28RDS3500
Bco. La Virgen- Bco. de Valsendero- Bco. El Andén	Bco. de La Virgen	Bco. de La Virgen			28RDS4203
	Bco. de Valsendero	Montaña Pajarita, Bco. Oscuro		28RDS4102	28RDS4102
		Bco. de Valsendero- Bco. de La Virgen		28RDS4202	28RDS4202
	Bco. de El Andén	Bco. de El Andén, O.		28RDS4101	28RDS4101
		Bco. de El Andén		28RDS4201	28RDS4201
Aríñez- Las Lagunetas- La Capellanía		Bco. de El Andén- Carretera Cueva Corcho		28RDS4100	28RDS4100
		Al Oeste del Corazón de Jesús		28RDS4601	28RDS4601
	San Isidro. Cruce de Aríñez	San Isidro. Cruce de Aríñez		28RDS4500	28RDS4500
		Al N de Utiaca		28RDS4600	28RDS4600
	Utiaca	Utiaca- La Yedra			28RDR4699
	Barranco de Las Lagunetas	Barranco de Las Lagunetas		28RDR4498	28RDR4498
	Bco. de Antona (La Capellanía)	La Capellanía. San Mateo		28RDR4598	28RDR4598

Tabla 3.4.1. Continúa de la página anterior.

Nombre de la cita	Censo			Tipo cita	Observaciones
	Tipo	Ntotal	%		
Bco. de Los Tilos	Directo	5	0,01	Nueva	
Baños de Agaete				No descartada	(1)
El Sao	Estimación por parcelas	8.163	10,65	Confirmada	
Carretera de Fagagesto a Los Pérez				Confirmada	
N de Fagagesto				No descartada	(1) Sólo se han observado un par de individuos sembrados en el lugar conocido como El Lomo de El Palo.
Presa de Los Pérez				No descartada	(1)
Lugarejos	Directo con prismáticos y telescopio	180	0,23	Confirmada	
Juncalillo, hacia Los Pinos de Gáldar				No confirmada	Aunque dentro de esta UTM 5x5 se han confirmado varias citas, a lo largo del camino entre Juncalillo y Los Pinos de Gáldar sólo se ha localizado una posible población. Ésta se sitúa en la ladera Noroeste de la Montaña Moriscos, entre las UTM 1x1 28RDR3899 y 28RDS3900. A pesar de que algunos individuos podrían corresponder a <i>E. callithyrsum</i> , en su mayoría se trata de <i>E. onosmifolium de hoja ancha</i> y/o híbridos entre ambas especies. La confirmación de esta localidad queda pendiente de que se aclare la adscripción taxonómica de estas plantas.
Bco. de La Virgen	Directo	5	0,01	Nueva	
Montaña Pajarita, Bco. Oscuro	Directo con prismáticos	800	1,04	Confirmada	
Bco. de Valsendero- Bco. de La Virgen				Confirmada	
Bco. de El Andén, O.	Directo con prismáticos y telescopio	450	0,59	Confirmada	Las tres cuadrículas corresponden a tres tramos sucesivos de este barranco, que está formado por un profundísimo corte en la tierra cuyas laderas resultan muy difíciles de observar. Por lo tanto, aunque el grueso de la población se encuentre en las dos cuadrículas situadas más al norte, no es posible descartar la presencia de individuos en la cuadrícula correspondiente a la parte alta del barranco (28RDS4100)
Bco. de El Andén				Confirmada	
Bco. de El Andén- Carretera Cueva Corcho				No descartada	
Al Oeste del Corazón de Jesús				No descartada	Sólo se ha observado un grupo de cinco taginastes en los alrededores de una casa de campo, que por su disposición posiblemente hayan sido sembrados con fines ornamentales.
San Isidro. Cruce de Aríñez	Directo	250	0,33	Confirmada	
Al N de Utiaca	Directo	4		No descartada	(1)
Utiaca- La Yedra			0,01	Nueva	Se trata de un área de uso agrícola y residencial que está intensamente antropizada. Además, por la humedad de su clima, las zonas baldías son rápidamente colonizadas por matorral de zarza (<i>Rubus</i> sp.), principalmente, y/o caña (<i>Arundo donax</i>), lo que dificulta el acceso a diversas zonas. Por lo tanto, además del pequeño fragmento de población encontrado, es posible que sobrevivan otros dispersos por la zona cuyo pequeño tamaño y/o su innaccesibilidad no han hecho posible su observación.
Barranco de Las Lagunetas	Directo con prismáticos y telescopio	400	0,52	Confirmada	
La Capellanía. San Mateo	Estimación por parcelas	9.950	12,98	Confirmada	

Tabla 3.4.1. Continúa de la página anterior.

Población potencial	Población	Nombre de la cita	UTMs citas previas		UTMs visitadas
			5 x 5	1 x 1	
La Lechucilla	La Lechucilla	Encima de San Mateo, carretera a Valsequillo		28RDR4797	28RDR4797
		La Lechucilla		28RDR4696	28RDR4696
		Embalse de La Lechucilla		28RDR4595	28RDR4595
		Camino a Hoya del Gamonal, Roque Sardina y Roque Caído		28RDR4594	28RDR4594
Tenteniguada	Tenteniguada	Cumbre de Tenteniguada	28RDR4595		28RDR4595
		Bco. de Tenteniguada		28RDR4795	28RDR4795
		Bco. de La Coruña, Tenteniguada		28RDR4794	28RDR4794
		El Rincón, Tenteniguada		28RDR4894	28RDR4894
		El Roque Grande, Tenteniguada		28RDR4793	28RDR4793
		Bco. La Capellanía, Tenteniguada		28RDR4893	28RDR4893
Bco. de Los Mocanes	Bco. de Los Mocanes	Bco. de Los Mocanes		28RDR5094	28RDR5094
				28RDR5093	28RDR5093
Bco. de Los Cernicalos	Bco. de Los Cernicalos	Bco. de Los Cernicalos		28RDR5193	28RDR5193
Bco. de Tejeda		Bco. de Tejeda, 900 m	28RDR3095		28RDR3095
Los Riscos de Chapín		Los Riscos de Chapín	28RDR4095		28RDR4095
Base de la Pared de el Roque Nublo	Base de la Pared de el Roque Nublo	Base de la Pared de el Roque Nublo		28RDR3994	28RDR3994
Mña. de El Cedro- Horgazales		Riscos entre las montañas de El Cedro y Horgazales, 600m	28RDR2090		28RDR2090
Bco. de Ayacata		Bco. de Ayacata, 1.300 m	28RDR3590		28RDR3590
Bco. de Guayadeque		Bco. de Guayadeque	28RDR4590		28RDR4590
Bco. de Tirajana		Bco. de Tirajana	28RDR4085		28RDR4085
Bco. de Fataga		Bco. de Fataga	28RDR4075		28RDR4075

Tabla 3.4.1. Continúa de la página anterior.

Nombre de la cita	Censo			Tipo cita	Observaciones
	Tipo	Ntotal	%		
Encina de San Mateo, carretera a Valsequillo				No descartada	(1)
La Lechucilla				No descartada	(1)
Embalse de La Lechucilla	Directo con prismáticos y telescopio	200	0,26	Confirmada	
Camino a Hoya del Gamonal, Roque Sardina y Roque Caído				Extinta	Se encontró un único ejemplar casi muerto. La gente del lugar recuerda una amplia población de taginastes azules en ese lugar ahora ocupado por las zarzas.
Cumbre de Tenteniguada	Estimación por parcelas	55.200	72,00	Confirmada	
Bco. de Tenteniguada				No descartada	(1)
Bco. de La Coruña, Tenteniguada				Confirmada	
El Rincón, Tenteniguada				Confirmada	
El Roque Grande, Tenteniguada				Confirmada	
Bco. La Capellanía, Tenteniguada				Confirmada	
Bco. de Los Mocanes	Estimación por transectos y parcelas	938	1,22	Confirmadas	
				No descartada	(1) El cauce del barranco, hábitat principal de esta población, se encuentra intensamente matorralizado (principalmente de zarzas, y también de cañas). Fue imposible penetrar en él para comprobar la presencia de esta especie que, en las áreas circundantes no fue encontrada.
Bco. de Los Cernicalos	Directo	125	0,16	Confirmada	
Bco. de Tejeda, 900 m				No descartada	(2)
Los Riscos de Chapín				No descartada	(2)
Base de la Pared de el Roque Nublo				No descartada	(2)
Riscos entre las montañas de El Cedro y Horgazales, 600m				Descartada	Probablemente las citas se deben a una confusión taxonómica con <i>Echium onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i> .
Bco. de Ayacata, 1.300 m				No descartada	(2)
Bco. de Guayadeque				No confirmada	La adscripción taxonómica de los taginastes de esta área, cuya cabecera se encuentra en La Caldera de Los Marteles, no está clara porque es un área de confluencia e hibridación de tres especies: <i>E. decaisnei</i> , <i>E. callithyrsum</i> y <i>E. onosmifolium</i> .
Bco. de Tirajana				Descartada	(3)
Bco. de Fataga				Descartada	(3)

Tabla 3.4.4. *E. callithyrsus* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Características geográficas y ambientales de las poblaciones naturales.

Táxones y Poblaciones	UTM (1x1)	Altitud (m.s.m.)	Orient.	Sustrato geológico	Tipo de suelo	Precisiones fitosociológicas del taxón
<i>E. callithyrsus</i>						
Bco. de Los Tilos	28RDS4107	500	N	Lavas y conos de tefra, maares y “fallout” basaníticos nefeliníticos y localmente melilíticos del Ciclo Post-Roque Nublo	Suelos pardos y litosoles	Lauro azoricae-Persetum indicae (Oberdorfer ex Rivas Martínez, S et al 1977)
El Hornillo- El Sao	28RDS3503 28RDS3504	450- 950	N- NO	Ignimbritas riolíticas del dominio extracaldera, de las formaciones sálicas del Ciclo I	Litosoles y rankers	Etapas serial de degradación de la Pistacio lentisco-Oleo canariensis sigmetum (del Arco, et al, 2002)
Bco. Hondo (Lugarejos)	28RDS3502	1000	O	Ignimbritas traquito-riolíticas, lavas, brechas y sedimentos tobaceos del dominio intracaldera de las formaciones sálicas del Ciclo I. En el fondo del barranco brechas ricas en líticos y localmente ignimbritas del C. Roque Nublo	Litosoles y rankers	Visneo mocanerae-Arbutetum canariensis (R. Martínez, S et al. 1993) o Lauro azoricae-Persetum indicae (Oberdorfer ex R. Martínez et al, 1977). En cualquier caso es una etapa serial de degradación
Bco. de La Virgen	28RDS4203	775	N- NE	Lavas de tefra, maares y “fallout” basaníticos y localmente melilíticos	Suelos pardos y litosoles	Etapas de degradación de la Lauro azoricae-Persetum indicae (Oberdorfer ex Rivas Martínez, S et al 1977)
Valsendero	28RDS4102 28RDS4202	1.000- 1.100	N	Brechas ricas en líticos y localmente ignimbritas	Suelos pardos y litosoles	Etapas de degradación de la Lauro azoricae-Persetum indicae (Oberdorfer ex Rivas Martínez, S et al 1977)
Bco. de El Andén	28RDS4101 28RDS4201	900-1.300	E	Brechas ricas en líticos y localmente ignimbritas	Litosoles y rankers	Lauro azoricae-Perseo indicae, degradado o etapas de sustitución dominadas por Teline, en las laderas y Bencomia caudata en los acantilados y fondos más húmedos (en estos últimos crecen lauráceas).
San Isidro. Cruce de Aríñez	28RDS4500	900	O	Lavas y conos de tefra basaníticos, alcalinos y tefriticos del Ciclo Roque Nublo	Suelos pardos y rankers	Etapas de degradación de la Lauro azoricae-Persetum indicae (Oberdorfer ex Rivas Martínez, S et al 1977)
Utíaca	28RDR4699	800	N	Lavas, conos de tefra, maares y “fallout” basaníticos, nefeliníticos y localmente, melilíticos del Ciclo Post-R. Nublo	Suelos pardos y rankers	Etapas de degradación de la Lauro azoricae-Persetum indicae (Oberdorfer ex Rivas Martínez, S et al 1977)
La Lechucilla	28RDR4595	1.250	E	El fondo de barranco está formado por brechas ricas en líticos del Ciclo Roque Nublo y las laderas están formadas por lavas, conos de tefra, maares y “fallout” basaníticos, nefeliníticos y localmente, melilíticos del Ciclo Post Roque Nublo.	Suelos pardos y rankers	Etapas de sustitución de la Lauro azoricae-Persetum indicae (del Arco, et al, 2002)

Tabla 3.4.4. Continuación.

Táxones y Poblaciones	Hábitat principal	Táxones acompañantes
<i>E. callithyrsum</i>		
Bco. de Los Tilos	Enclave situado en el tramo medio-superior del Bco. de La Hoya. Se trata de un tramo fuertemente encajado en laderas cuya pendiente en algunas zonas ronda los 90°. La población habita en el fondo húmedo del barranco, en los alrededores soleados del bosque de laurisilva	<i>Laurus azorica</i> , <i>Ilex canariensis</i> , <i>Picea excelsa</i> , <i>Persea indica</i> , <i>Myrica faya</i> , <i>Gesneria arborea</i> , <i>Canarina canariensis</i> , <i>Ageratina</i> sp., <i>Rubus</i> sp., <i>Arundo donax</i> , <i>Pteridium aquilinum</i>
El Hornillo- El Sao	Profundo valle encajado cuyas laderas tienen unas pendientes de entre 60-90° y están cubiertas de terrazas y escarpes rocosos. Algunas de las terrazas mantienen actividad agrícola aunque unque la mayor parte han sido abandonadas. Estos terrenos están ocupados por un matorral mixto dominado por diversas especies invasoras. Dichas especies han colonizado por completo las zonas húmedas, mientras que en los escarpes rocosos sobreviven las comunidades rupícolas	<i>Arundo donax</i> , <i>Rumex lunaria</i> , <i>Rubus</i> sp., <i>Ageratina</i> sp., <i>Sonchus acaulis</i> , <i>Bentonia caudata</i> , <i>Carlina canariensis</i> , <i>Prenanthes pendula</i> , <i>Asparagus plocamoides</i> , <i>Sonchus leptoccephalus</i> .
Bco. Hondo (Lugarejos)	Sobre laderas abruptas, en farallones rocosos y terrazas abandonadas, en medio de un matorral mixto dominado por telines y artemisias	<i>Artemisia</i> sp., <i>Teline microphylla</i> , <i>Opuntia</i> sp., <i>Rubus</i> sp., <i>Agave americana</i> , <i>Foeniculum vulgare</i> , <i>Sonchus leptoccephalus</i> , <i>Sonchus acaulis</i> , <i>Ageratina</i> sp., <i>Hypericum reflexum</i> , <i>Aeonium manriqueorum</i> , <i>Aeonium percarneum</i>
Bco. de La Virgen	Fondo de barranco húmedo, en la orla exterior de un bosque degradado de laurisilva	<i>Bentonia caudata</i> , <i>Aeonium undulatum</i> , <i>Rubus</i> cf. <i>bollei</i> , <i>Aeonium percarneum</i> , <i>Canarina canariensis</i> , <i>Psoralea bituminosa</i> , <i>Oxalis pes-caprae</i> , <i>Ferula linkii</i> , <i>Artemisia thuscula</i> , <i>Phagnalon saxatile</i> , <i>Carlina salicifolia</i> , <i>Plantago arborescens</i> , <i>Foeniculum vulgare</i> , <i>Laurus azorica</i> , <i>Davalia canariensis</i> , <i>Senecio mikanoides</i>
Valsendero	Se trata de un barranco fuertemente encajado. El grueso de la población habita principalmente en las zonas más húmedas y umbrías, sobre escarpes rocosos y taludes, aunque existen algunos núcleos menores distribuidos en zonas más soleadas	<i>Bentonia caudata</i> , <i>Laurus azorica</i> , <i>Canarina canariensis</i> , <i>Carlina salicifolia</i> , <i>Teline canariensis</i> , <i>Chamaecytisus proliferus</i> , <i>Adenocarpus foliolosus</i> , <i>Arundo donax</i> , <i>Rubus</i> sp., <i>Ageratina</i> sp.
Bco. de El Andén	Laderas soleadas bajo la influencia de los alisios habitadas por matorral mixto. La población se distribuye formando agrupaciones en los lugares de mayor humedad (zonas de escorrentía y taludes al pie de risco), de forma dispersa en los escarpes rocosos y de manera discreta en zonas más expuestas	<i>Teline microphylla</i> , <i>Adenocarpus foliolosus</i> , <i>Chamaecytisus proliferus</i> , <i>Ferula linkii</i> , <i>Artemisia</i> sp., <i>Aeonium percarneum</i> , <i>Opuntia</i> sp., <i>Agave americana</i> , <i>Bentonia caudata</i>
San Isidro. Cruce de Aríñez	Se trata de un núcleo denso de pequeña extensión (no mayor de 250x30 m) situado en un recodo húmedo y umbrío de la montaña. La vegetación está formada por un matorral mixto de diversas especies características de las etapas seriales de degradación del bosque de laurisilva, en el que domina <i>Echium callithyrsum</i> .	<i>Teline microphylla</i> , <i>Canarina canariensis</i> , <i>Carlina salicifolia</i> , <i>Rubus</i> sp., <i>Aeonium manriqueorum</i> , <i>Ferula linkii</i> , <i>Laurus azorica</i> , <i>Ranunculus cortusifolius</i> , <i>Sonchus acaulis</i> , <i>Hypericum reflexum</i>
Utíaca	Área fuertemente antropizada. Estas plantas crecen en un pequeño rincón entre distintas construcciones	<i>Pericallis webbii</i> , <i>Hypericum reflexum</i> , <i>Carlina salicifolia</i> , <i>Ranunculus cortusifolius</i> , <i>Rumex lunaria</i> , <i>Psoralea bituminosa</i> , <i>Drusa glandulosa</i> , <i>Ageratina</i> sp., <i>Rubus</i> sp., <i>Pteridium aquilinum</i>
La Lechucilla	La población, que ocupa una extensión que no supera los 100mx100m, se sitúa sobre terrenos de cultivo abandonados colonizados por un matorral mixto dominado por telines	<i>Teline microphylla</i> , <i>Rubus</i> sp., <i>Aeonium manriqueorum</i> , <i>Euphorbia regis-jubae</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Chamaecytisus proliferus</i>

Tabla 3.4.4. Continuación.

Táxones y Poblaciones	UTM (1x1)	Altitud (m.s.m.)	Orient.	Sustrato geológico	Tipo de suelo	Precisiones fitosociológicas del taxón
Bco. de Los Cernícalos	28RDR5193	700	E	Brechas ricas en líticos del Ciclo Roque Nublo, y lavas, conos de tefra, maares y “fallout” basaníticos, nefeliníticos y localmente melilíticos, y depósitos de deslizamiento del Ciclo Post-Roque Nublo	Suelos pardos y litosoles	Etapas de sustitución de la Visneo mocanerae-Arbutetum canariensis (Rivas Martínez, et al. 1993)
Barranco de Las Lagunetas (El Lomo de la Solana)	28RDR4498	1.000- 1.300	S	Lavas, conos de tefra, maares y “fallout” basaníticos, nefeliníticos y, localmente, melilíticos, del Ciclo Post-R. Nublo	Andosoles, suelos pardos ándicos y suelos fersialíticos	Etapas de degradación de la Lauro azoricae-Persetum indicae (Oberdorfer ex Rivas Martínez, S et al 1977)
Bco. de Antona (La Capellania)	28RDR4598	900- 1.000	N	Lavas, conos tefra maares y “fallout” basaníticos, nefeliníticos y localmente melilíticos	Suelos pardos y rankers	Etapas de degradación de la Lauro azoricae-Persetum indicae (Oberdorfer ex Rivas Martínez, S et al 1977)
Tenteniguada	28RDR4793 28RDR4794 28RDR4894 28RDR4893	1.000- 1.500	NE	Intrusiones y localmente lavas fonolíticas haüynicas, lavas y conos tefrabasaníticos, basálticos alcalinos y tefríticos, lavas pillow, brechas ricas en líticos y localmente ignimbritas de Ciclo Roque Nublo	Suelos pardos y rankers	Etapas de degradación de la Lauro azoricae-Persetum indicae (Oberdorfer ex Rivas Martínez, S et al 1977)
Bco. de Los Mocanes	28RDR5093 28RDR5094	600	N- NE	Lavas y conos de tefra basaníticos basálticos alcalinos y tefríticos, lavas pillow, brechas ricas en líticos y localmente ignimbritas del Ciclo Roque Nublo y depósitos de deslizamiento Ciclo Post-Roque Nublo	Andosoles, suelos pardos ándicos y suelos fersialíticos	Etapas de sustitución de la Visneo mocanerae-Arbutetum canariensis (Rivas M. et al, 1993).
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>						
Mña. de Amurga	28RDR1994	650-720	O-NO	Formación basáltica en lavas y conos de tefra alcalinos	Litosoles y suelos marrones	Aeonio percarnei- Euphorbietum canariensis (RIVAS-GODAY & ESTEVE 1965) SUNDING 1972
Mña. de El Cedro	28RDR2093 28RDR2094 28RDR1993	500-550	N-NO	idem	idem	Etapas de degradación de la Aeonio percarnei-Euphorbietum canariensis (RIVAS-GODAY & ESTEVE 1965) SUNDING 1972
Guguy	28RDR1989	490	N	idem	idem	idem
Bco. de El Portezuelo	28RDR2390	640	N -NO	idem	Asociación litosol y argid	idem

Tabla 3.4.4. Continuación.

Táxones y Poblaciones	Hábitat principal	Táxones acompañantes
Bco. de Los Cernícalos	Valle húmedo y encajado en el que todo el año fluye algo de agua. La especie crece en lugares relativamente despejados en los que lo angosto del valle hace que la insolación sea moderada, en medio de un matorral mixto que está dominado por <i>Teline microphylla</i> en las laderas, y <i>Rubus</i> sp., <i>Arundo donax</i> y <i>Ageratina</i> sp. en los lugares más húmedos	<i>Retama monosperma</i> , <i>Bosea yerbamora</i> , <i>Aeonium manriqueorum</i> , <i>Olea europaea</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Salvia canariensis</i> , <i>Rumex lunaria</i> , <i>Teline microphylla</i> , <i>Echium decasnei</i> , <i>Lavatera acerizifolia</i> , <i>Ageratina</i> sp., <i>Carlina salicifolia</i> , <i>Crambe pritzelii</i> .
Barranco de Las Lagunetas (El Lomo de la Solana)	Ladera soleada en la que habita un matorral mixto dominado por <i>Teline microphylla</i> . Posiblemente ha sido o está siendo pastoreada con intensidad	<i>Teline microphylla</i> , <i>Opuntia</i> sp., <i>Agave americana</i> , <i>Aeonium manriqueorum</i> , <i>Chamaecytisus proliferus</i> , <i>Ferula linkii</i> , <i>Bituminaria bituminosa</i> , <i>Salix canariensis</i> (en las vaguadas más húmedas)
Bco. de Antona (La Capellania)	Laderas, escarpes rocosos y fondos de barranco, en la ladera de umbría de un profundo barranco húmedo de exposición NE	<i>Bencomia caudata</i> , <i>Aeonium manriqueorum</i> , <i>Aeonium percarneum</i> , <i>Sonchus acaulis</i> , <i>Ranunculus cortusifolius</i> , <i>Rubus</i> sp., <i>Ageratina</i> sp., <i>Arundo donax</i> , <i>Scrophularia calliantha</i> , <i>Teline microphylla</i> .
Tenteniguada	Hábitat bastante heterogéneo formado por montañas abruptas y escarpes rocosos. La población se asienta sobre laderas y acantilados de orientación NE, bajo la influencia de los alisios. Se trata de una zona que fue de uso agrario (agrícola y ganadero) pero que actualmente está en desuso. La vegetación está formada por un matorral mixto en el que en ocasiones domina <i>E. callithyrsus</i> mientras que en otras la especie dominante es <i>Teline microphylla</i> , y donde es constante la presencia de elementos húmedos.	<i>Teline microphylla</i> , <i>Ferula linkii</i> , <i>Euphorbia regis-jubae</i> , <i>Chamaecytisus proliferus</i> , <i>Adenocarpus foliolosus</i> , <i>Ranunculus cortusifolius</i> , <i>Sonchus acaulis</i> , <i>Crambe pritzelii</i> , <i>Hypericum reflexum</i> , <i>Aeonium percarneum</i> .
Bco. de Los Mocanes	La población habita en el fondo de un profundo barranco, y se distribuye principalmente sobre su cauce seco en el que crecen con profusión diversas especies invasoras	<i>Rubus</i> sp., <i>Ageratina</i> sp., <i>Arundo donax</i> , <i>Rumex lunaria</i> , <i>Bituminaria bituminosa</i> , <i>Teline microphylla</i> , <i>Opuntia</i> sp., <i>Asparagus plocamoides</i> , <i>Crambe pritzelii</i> , <i>Sonchus leptcephalus</i> .
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>		
Mña. de Amurga	Crece en taludes al pie de risco y sobre ellos, en las laderas escarpadas de este macizo, en un tabaibal de tabaiba amarga (<i>Euphorbia regis-jubae</i>) y tolda (<i>Euphorbia aphylla</i>)	<i>Euphorbia regis-jubae</i> , <i>Kleinia neriifolia</i> , <i>Euphorbia aphylla</i> , <i>Sonchus acaulis</i> , <i>Echium decasnei</i> , <i>Ononis angustissima</i> , <i>Carlina canariensis</i> , <i>Aeonium virgineum</i> , <i>Sideritis dasygnaphala</i> , <i>Lobularia canariensis</i>
Mña. de El Cedro	Habita en taludes al pie de risco y sobre ellos, en lugares empinados situados en las cabeceras de pequeños angostos en los que se mantienen unas ciertas condiciones de humedad a lo largo del día. A veces estas zonas corresponden a terrazas de cultivo abandonadas. En estos casos se trata de entornos despejados aunque con poca insolación.	<i>Euphorbia regis-jubae</i> , <i>Aeonium percarneum</i> , <i>E. decasnei</i> , <i>Cistus monspeliensis</i> , <i>Kleinia neriifolia</i> , <i>Sonchus acaulis</i> , <i>Reichardia ligulata</i> , <i>Carlina canariensis</i> , <i>Rubia fruticosa</i> , <i>Ononis angustissima</i>
Guguay	Habita en un talud al pie de roquedo, sobre una pendiente superior a 40°, rodeado por un matorral mixto de carácter xérico con elementos más exigentes en humedad	<i>Echium decasnei</i> , <i>Euphorbia regis-jubae</i> , <i>Cheirolophus falcisectus</i> , <i>Argyranthemum escairei</i> , <i>Sonchus acaulis</i> , <i>Ononis angustissima</i> , <i>Sonchus leptcephalus</i>
Bco. de El Portezuelo	El núcleo de esta población se encuentra en la cabecera del Barranco de El Portezuelo y en barranquillos secundarios a éste. Aparecen en zonas húmedas bajo taludes rocosos (aunque también se ven algunos individuos creciendo sobre ellos), donde se distribuyen siguiendo una franja más o menos continua, en zonas algo más expuestas de las laderas (en lo que fueron antiguas terrazas de cultivo) y sobre el cauce del barranco principal y sus barranquillos tributarios.	<i>Kleinia neriifolia</i> , <i>Sonchus leptcephalus</i> , <i>Carlina canariensis</i> , <i>Echium decasnei</i> , <i>Euphorbia regis-jubae</i> , <i>Sonchus acaulis</i> , <i>Aeonium virgineum</i> , <i>Argyranthemum escairei</i> , <i>Ononis angustissima</i> , <i>Reichardia ligulata</i>

Tabla 3.4.5. *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*, estado de conservación y factores de amenaza de las poblaciones naturales. Estado de conservación: P= preocupante; Al= alarmante; Ac= aceptable; tipos de amenaza: A= actual; P= potencial.

	Bco. de Los Tilos	El Hornillo- El Sao	Bco. Hondo (Lugarejos)	Bco. de La Virgen	Valsendero	Bco. de El Andén	San Isidro- Cruce de Aríñez	Útiaca- La Yedra	Bco. de Las Lagunetas (Lomo de La Solana)	Bco. de Antona (La Capellanía)	La Lechucilla	Tenteniguada	Bco. de Los Mocanes	Bco. de Los Cernícalos		Mña. de Amurga	Mña. de El Cedro	Gugy	Bco. de El Portezuelo
Estado de conservación	Al	P	Al	Al	P	P	Al	Al	P	Ac	Al	Ac	Al	Al		Al	Al	Al	P
Desarrollo																			
- Urbanización	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	-	A	-		-	-	-	-
- Creación de nuevas vías de comunicación	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-		-	-	-	-
- Transformación de cursos de agua	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-		-	-	-	-
- Drenaje y descenso de la capa freática	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-		-	-	-	-
Actividades humanas																			
- Pastoreo	-	-	P	-	A	P	-	-	A	A	P	A	-			A	-	A	P
- Pisoteo y artificialización	P	-	-	A	-	-	-	A	-	A	-	A	A	P		P	P	P	P
-Cultivo	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-
Amenaza de origen biótico:																			
- Competencia vegetal natural	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A		A	A	A	A
- Competencia vegetal por especies exóticas	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A		P	A	A	A
Amenazas indirectas																			
- Mejora de la accesibilidad en vehículo	-	-	-	A	A	-	-	A	-	-	-	-	-	P		-	-	-	P
- Mejora de la accesibilidad a la población a pie	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	A	-	-		P	P	P	P
- Mejora de la accesibilidad a terrenos próximos	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	-	-	-		-	A	P	P
Accidentes potenciales																			
- Expuesto a desprendimientos	-	A	A	-	A	A	A	A	A	A	A	A	-	A		A	A	A	A
- Expuesto a corrimientos cuando corra agua por barranco	-	-	-	A	-	-	-	-	-	-	-	-	A	A		-	P	-	P

Tabla 3.4.8. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Resultados del estudio corológico y censo de las poblaciones naturales. Ntotal= número total de individuos censados. %= porcentaje correspondiente al número total de efectivos del taxon.

Población	Nombre de la cita	UTMs citas previas		UTMs visitadas (1x1)	Censo		Tipo de cita	Observaciones
		5 x 5	1 x 1		Ntotal	%		
Mña. Amurga	Amurga			28RDR1994	237	15,43	Nueva (1x1)	
Mña. de El Cedro	Macizo de Güi- güi	28RDR1590		28RDR1590			Confirmada	Esta cita se ha visto precisada en las UTM 1x1 correspondientes a las citas de <i>Amurga</i> y <i>Montaña de El Cedro</i>
	Mña. de El Cedro, 600 m		28RDR2094	28RDR2094	186	12,11	Confirmada	
	Mña. de El Cedro- I			28RDR2093	15	0,98	Nueva	
	Mña. de El Cedro- II			28RDR1993	22	1,43	Nueva (1x1)	
Guguy	Degollada de Aguas Sabinas			28RDR1989	100	6,51	Nueva	
Bco. de El Portezuelo	Degollada de Tasartico, 600 m	28RDR2090		28RDR2090			Confirmada	Ambas citas se encuentra precisadas en la UTM 1x1 correspondiente al <i>Bco. de El Portezuelo</i> .
	Macizo de Güi- güi	28RDR2090		28RDR2090			Confirmada	
	Bco. de El Portezuelo			28RDR2390	976	63,54	Nueva (1x1)	

Anexo III

Tabla 4.3.3. Número de individuos muestreados por taxon y población para el estudio de producción de polen (N° POL) y la medida del polen fresco (TALLA). TX: táxones. POB: poblaciones. El código de las poblaciones se especifica en la tabla 2.4.3.

TX/ POB	N° POL	TALLA
<i>E. decaisnei</i>		
EDA	2	1
EDAGÜ	2	1
EDB	2	1
EDBp	1	1
EDC	2	1
<i>E. callithyrsrum</i>		
ECH	2	1
ECT	2	1
ECTj	1	1
ECUANT	2	1
ECUANTj	1	-
ECUARI	2	1
<i>E. onosmifolium</i>		
EOCH	2	2
EOI	1	1
EOIj	1	1
EOTAI	3	1
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>		
EOSC	2	1
EOSCj	1	1
EOSGG	2	1
EOSP	2	2

Tabla 4.4.1. Resultados de la cuantificación de los estados de los marcadores fenológicos en los E.F.P. 0-2 (porcentajes). Grado de dehiscencia de las anteras (DH). N= tamaño muestral.

Taxon / población	E.F.P.	ESTADOS	Androceo dehiscencia (DH)
<i>E. decaisnei</i> (EDTp)			
	0	N	76
		0	94,7
		1	2,6
		2	2,6
	1	N	50
		0	14,0
		1	12,0
		2	74,0
	2	N	61
		0	0,0
		1	0,0
		2	100,0
<i>E. callithyrsrum</i> (ECUant)			
	0	N	35
		0	100,0
		1	0,0
		2	0,0
	1	N	44
		0	13,6
		1	18,2
		2	68,2
	2	N	85
		0	0
		1	1,2
		2	98,8

Taxon / población	E.F.P.	ESTADOS	Androceo dehiscencia (DH)
<i>E. onosmifolium</i> (EOTp)			
	0	N	25
		0	100,0
		1	0,0
		2	0,0
	1	N	44
		0	22,7
		1	13,6
		2	63,6
	2	N	66
		0	6,1
		1	7,6
		2	86,4
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i> (EOS)			
	0	N	20
		0	100,0
		1	0,0
		2	0,0
	1	N	35
		0	70,5
		1	16,1
		2	13,4
	2	N	65
		0	0,0
		1	20,2
		2	79,8

Tabla 4.4.2. *E. decaisnei*. Resultados de la cuantificación de los estados de los marcadores fenológicos en los estadios fenológicos preliminares 3-6 (porcentajes). E.F.P.= estadios fenológicos preliminares. N= tamaño muestral.

		Corola							Androceo									
E.F.P.	Estados	Disposic. lóbulos			Color			Senesc	Estambres						Anteras			
									Disposición distal			Curvatura lateral			Color	Contenido de polen		
		<i>LI</i>	<i>LG</i>	<i>LL</i>	<i>CO-S</i>	<i>CO-SC</i>	<i>CO-I</i>	<i>SEN</i>	<i>E14-D</i>	<i>E23-D</i>	<i>E5-D</i>	<i>E14-L</i>	<i>E23-L</i>	<i>E5-L</i>	<i>C-ESTM</i>	<i>A14-P</i>	<i>A23-P</i>	<i>A5-P</i>
3	N	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46
	0	52,2	100,0	100,0	0,0	0,0	100,0	100,0	0,0	0,0	6,5	71,7	69,6	100,0	91,3	0,0	0,0	100,0
	1	47,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	73,9	80,4	52,2	28,3	30,4	0,0	8,7	91,3	95,7	0,0
	2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	26,1	19,6	41,3	0,0	0,0	0,0	0,0	8,7	4,3	0,0
	3	-	-	-	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	0,0	0,0
	4	-	-	-	100,0	100,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	N	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38
	0	52,6	100,0	100,0	0,0	7,9	100,0	100,0	0	0	0	50,0	34,2	94,7	0,0	0,0	0,0	0,0
	1	47,4	0,0	0,0	10,5	92,1	0,0	0,0	0	0	36,8	50,0	65,8	5,3	100,0	0,0	0,0	0,0
	2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100	100	63,2	0,0	0,0	0,0	0,0	55,3	55,3	76,3
	3	-	-	-	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	44,7	44,7	23,7
	4	-	-	-	89,5	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	N	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	8	8	8
	0	52,5	70,0	55,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0	0	0	12,5	7,5	80,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	1	47,5	0,0	27,5	22,5	100,0	0,0	67,5	0	0	0	87,5	92,5	20,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	2	0,0	30,0	17,5	0,0	0,0	0,0	32,5	100	100	100	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	25,0
	3	-	-	-	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	100,0	100,0	75,0
	4	-	-	-	77,5	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 4.4.2. Continuación

E.F.P.	Estados	Gineceo								Disposic. estl/ estm.	
		Estilo		Estigma	Receptividad estigmática						
		Disposición	Color		Presencia T. Polínicos	Separación papilas estg.		Presencia gra- nos polen			<i>ESTL</i> <i>ESTM</i>
						<i>MO</i>	<i>MEB</i>	<i>MO</i>	<i>MEB</i>		
		<i>ESTLD</i>	<i>C-ESTL</i>	<i>RAMAS</i>							
3	N	46	46	46	9	10	5	10	5	46	
	0	50,0	100,0	60,9	77,8	100,0	100,0	100,0	100,0	15,2	
	1	26,1	0,0	39,1	22,2	0,0	0,0	0,0	0,0	39,1	
	2	23,9	0,0	0,0	-	-	-	-	-	41,3	
	3	-	-	-	-	-	-	-	-	4,3	
4	N	38	38	38	-	-	-	-	-	38	
	0	31,6	100,0	0,0	-	-	-	-	-	0,0	
	1	42,1	0,0	97,4	-	-	-	-	-	0,0	
	2	26,3	0,0	2,6	-	-	-	-	-	94,7	
	3	-	-	-	-	-	-	-	-	5,3	
5	N	40	40	40	10	8	-	8	-	40	
	0	25,0	100,0	0,0	20,0	25,0	-	12,5	-	0,0	
	1	27,5	0,0	0,0	80,0	75,0	-	87,5	-	0,0	
	2	47,5	0,0	100,0	-	-	-	-	-	62,5	
	3	-	-	-	-	-	-	-	-	37,5	
6	N	-	-	-	10	8	5	8	5	-	
	0	-	-	-	10,0	100,0	0,0	0,0	0,0	-	
	1	-	-	-	90,0	0,0	100,0	100,0	100,0	-	

Tabla 4.4.3. *E. callithyrsum*. Resultados de la cuantificación de los estados de los marcadores fenológicos en los estadios fenológicos preliminares 3-6 (porcentajes). E.F.P.= estadios fenológicos preliminares. N= tamaño muestral.

E.F.P.	Estados	Corola							Androceo										Gineceo			Disposic. estl/ estm.
		Disposic. lóbulos			Color		Senesc	Estambres						Anteras			Estilo		Estigma			
								Disposición distal			Curvatura lateral			Color	Contenido de polen			Disposic.		Color		
		LI	LG	LL	CO-S	CO-SC	CO-I	SEN	E14-D	E23-D	E5-D	E14-L	E23-L	E5-L	C-ESTM	A14-P	A23-P	A5-P	ESTL-D	C-ESTL	RAMAS	
3	N	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61
	0	55,7	24,6	54,1	13,1	13,1	70,5	100,0	8,2	3,3	18,0	93,4	96,7	100,0	47,5	45,9	42,6	65,6	91,8	62,3	45,9	37,7
	1	42,6	49,2	44,3	0,0	0,0	27,9	0,0	88,5	80,3	27,9	3,3	1,6	0,0	41,0	16,4	3,3	23,0	6,6	26,2	49,2	44,3
	2	1,6	26,2	1,6	0,0	0,0	1,6	0,0	3,3	16,4	54,1	3,3	1,6	0,0	11,5	26,2	26,2	4,9	1,6	11,5	4,9	16,4
	3	-	-	-	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	11,5	27,9	6,6	-	-	-	1,6
	4	-	-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	5	-	-	-	86,9	86,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	N	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34
	0	5,9	8,8	5,9	14,7	14,7	64,7	35,3	0,0	0,0	5,9	100,0	100,0	100,0	67,6	0,0	0,0	2,9	82,4	76,5	2,9	0,0
	1	94,1	52,9	91,2	0,0	0,0	35,3	58,8	97,1	88,2	94,1	0,0	0,0	0,0	8,8	23,5	17,6	44,1	17,6	14,7	67,6	8,8
	2	0,0	38,2	2,9	0,0	0,0	0,0	5,9	2,9	11,8	0,0	0,0	0,0	0,0	23,5	50,0	44,1	35,3	0,0	8,8	29,4	58,8
	3	-	-	-	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	26,5	38,2	17,6	-	-	-	32,4
	4	-	-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	5	-	-	-	85,3	85,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	N	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61	61
	0	0,0	4,9	0,0	16,4	16,4	23,0	0,0	6,6	0,0	13,1	65,6	72,1	100,0	63,9	0,0	0,0	0,0	57,4	70,5	0,0	0,0
	1	73,8	21,3	65,6	0,0	0,0	39,3	29,5	88,5	82,0	82,0	1,6	1,6	0,0	3,3	1,6	1,6	1,6	42,6	23,0	73,8	0,0
	2	26,2	73,8	34,4	0,0	0,0	27,9	70,5	4,9	18,0	0,0	32,8	26,2	0,0	32,8	6,6	6,6	8,2	0,0	6,6	26,2	19,7
	3	-	-	-	0,0	0,0	9,8	-	-	-	-	-	-	-	-	91,8	91,8	90,2	-	-	-	80,3
	4	-	-	-	83,6	83,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 4.4.4. *E. onosmifolium* Resultados de la cuantificación de los estados de los marcadores fenológicos en los estadios fenológicos preliminares 3-6 (porcentajes). E.F.P.= estadios fenológicos preliminares. N= tamaño muestral.

E.F.P.	Estados	Corola							Androceo										Gineceo			Disposic. estl/ estm.
		Disposic. lóbulos			Color		Senesc		Estambres						Anteras			Estilo		Estigma		
									Disposición distal			Curvatura lateral			Color	Contenido de polen			Disposic.		Color	
		LI	LG	LL	CO-S	CO-SC	CO-I	SEN	E14-D	E23-D	E5-D	E14-L	E23-L	E5-L	C-ESTM	A14-P	A23-P	A5-P	ESTL-D	C-ESTL	RAMAS	
3	N	-	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
	0	-	28,0	0,0	100,0	100,0	100,0	100,0	0,0	0,0	41,3	100,0	100,0	100,0	100,0	80,0	72,0	100,0	84,0	100,0	56,0	4,0
	1	-	40,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	100,0	58,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	16,0	0,0	32,0	56,0
	2	-	32,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	4,0	0,0	0,0	0,0	12,0	40,0
	3	-	-	-	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	12,0	24,0	0,0	-	-	-	0,0
	4	-	-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	5	-	-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	N	-	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
	0	-	16,0	0,0	100,0	100,0	100,0	16,0	0,0	44,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	0,0	0,0	4,0	88,0	100,0	12,0	0,0
	1	-	32,0	84,0	0,0	0,0	0,0	12,0	100,0	56,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	16,0	20,0	88,0	12,0	0,0	64,0	44,0
	2	-	52,0	16,0	0,0	0,0	0,0	72,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	48,0	12,0	8,0	0,0	0,0	24,0	52,0
	3	-	-	-	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	36,0	68,0	0,0	-	-	-	4,0
	4	-	-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	5	-	-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	N	-	45	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46
	0	-	11,1	0,0	100,0	100,0	63,0	0,0	0,0	0,0	41,3	34,8	34,8	100,0	100,0	0,0	0,0	0,0	73,9	100,0	15,2	0,0
	1	-	13,3	30,4	0,0	0,0	15,2	0,0	100,0	100,0	58,7	0,0	0,0	0,0	0,0	6,5	2,2	32,6	26,1	0,0	47,8	0,0
	2	-	75,6	69,6	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	65,2	65,2	0,0	0,0	21,7	6,5	30,4	0,0	0,0	37,0	8,7
	3	-	-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	91,3
	4	-	-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 4.4.5. *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Resultados de la cuantificación de los estados de los marcadores fenológicos en los estadios fenológicos preliminares 3-6 (porcentajes). E.F.P.= estadios fenológicos preliminares. N= tamaño muestral.

E.F.P.	Estados	Corola							Androceo							Gineceo			Disposic. estl/ estm.
		Disposic. lóbulos			Color				Senesc			Estambres				Estilo		Estigma	
												Disposición distal		Curvatura lateral		Color	Disposic.		
		<i>LI</i>	<i>LG</i>	<i>LL</i>	<i>CO-S</i>	<i>CO-SC</i>	<i>CO-I</i>	<i>SEN</i>	<i>E14-D</i>	<i>E23-D</i>	<i>E5-D</i>	<i>E14-L</i>	<i>E23-L</i>	<i>E5-L</i>	<i>C-ESTM</i>	<i>ESTL-D</i>	<i>C-ESTL</i>	<i>RAMAS</i>	
3	N	-	44	44	44	44	44	44	44	44	44	44	44	44	44	44	44	17	44
	0	-	13,6	0,0	61,4	100,0	100,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0	100,0	100,0	100,0	90,9	100,0	0,0	29,5
	1	-	52,3	100,0	38,6	0,0	0,0	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,1	0,0	41,2	45,5
	2	-	34,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	58,8	22,7
	3	-	-	-	0,0	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,3
	4	-	-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	5	-	-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	N		23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	15	23
	0		8,7	0,0	39,1	100,0	69,6	21,7	0,0	0,0	0,0	100,0	100,0	100,0	100,0	56,5	100,0	0,0	0,0
	1		0,0	95,7	52,2	0,0	0,0	47,8	95,7	95,7	95,7	0,0	0,0	0,0	0,0	43,5	0,0	20,0	4,3
	2		91,3	0,0	0,0	0,0	0,0	30,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	80,0	78,3
	3		-	-	8,7	0,0	30,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13,0
	4		-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	5		-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	N		72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	72	46	72
	0		5,6	0,0	48,6	100,0	59,7	0,0	55,6	55,6	0,0	44,4	44,4	100,0	100,0	41,7	100,0	8,7	0,0
	1		15,3	79,2	0,0	0,0	0,0	13,9	44,4	44,4	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	58,3	0,0	0,0	0,0
	2		79,2	20,8	0,0	0,0	0,0	86,1	0,0	0,0	0,0	55,6	55,6	0,0	0,0	0,0	0,0	91,3	44,4
	3		-	-	15,3	0,0	40,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	4		-	-	36,1	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	5		-	-	0,0	0,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Anexo IV

Tabla 5.3.2. Número de individuos muestreados por taxon y población para el cálculo de los índices P:O y OCI de alogamia (CRUDEN, 1977), y número de transectos (TRANSEC) e individuos (ID) muestreados por táxon y población para la evaluación de la incidencia de los heteromorfismos sexuales y de la heterocromía floral en poblaciones naturales. En el caso del índice OCI se especifica el tamaño muestral según el estadio fenológico de las flores (E3: estadio 3; E5: estadio 5), y considerando ambos estadios de manera conjunta (E3+E5). TX: táxones. POB: poblaciones. El código de las poblaciones se puede consultar en la tabla 2.4.3.

TX/ POB	ÍNDICES ALOGAMIA (CRUDEN, 1977)				INCIDENCIA HETE- ROMORFISMOS/ HETEROCROMÍA	
	P:O	OCI			TRANSEC	ID
		E3	E5	TOTAL (E3 + E5)		
<i>E. decaisnei</i>						
EDA	2	0	10	10	4	66
EDAG	-	0	10	10	3	18
EDAGÜ	2	0	10	10	3	23
EDAY	-	0	10	10	2	22
EDAZ	-	0	10	10	3	55
EDB	2	0	16	16	12	84
EDBp	1	0	5	5	-	-
EDC	2	0	10	10	1	23
EDCA	-	0	11	11	3	24
EDHP	-	-	-	-	3	38
EDM	-	0	10	10	-	-
EDPA	-	0	10	10	-	-
EDPB	-	0	5	5	3	147
EDSO	-	0	12	12	-	-
EDT	-	0	10	10	3	33
EDV	-	0	9	9	-	-
EDHP	-	0	10	10	-	-

TX/ POB	ÍNDICES ALOGAMIA (CRUDEN, 1977)				INCIDENCIA HETE- ROMORFISMOS/ HETEROCROMÍA	
	P:O	OCI			TRANSEC	ID
		E3	E5	TOTAL (E3 + E5)		
<i>E. callistyrsum</i>						
ECH	2	6	11	17	1	23
ECLA	-	5	10	15	1	14
ECMO	-	7	10	17	1	9
ECT	2	5	13	18	5	124
ECTj	1	-	-	-	-	-
ECUANT	2	5	13	18	2	34
ECUANTj	1	-	-	-	-	-
ECUARI	2	6	14	20	-	-
<i>E. onosmifolium</i>						
EOA	-	9	14	23	4	89
EOAP	-	10	10	20	3	73
EOCG	-	7	10	17	2	16
EOCH	2	7	10	17	4	54
EOI	1	7	10	17	-	-
EOIj	1	-	-	-	-	-
EORIN	-	6	11	17	3	72
EOTAI	3	7	9	16	3	53
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>						
EOSC	2	7	10	17	-	32
EOSCj	1	-	-	-	-	-
EOSGG	2	1	9	10	-	73
EOSP	2	9	9	18	-	45

Tabla 5.4.9. Frecuencias absolutas observadas y esperadas de producción de núculas por flor y fruto en los distintos tratamientos, según individuos y táxones. "obs"= frecuencias absolutas observadas; "esp 0-4"= frecuencias esperadas de producción de núculas por flor; "esp 1-4"= frecuencias esperadas de producción de núculas por fruto. Frecuencias esperadas según la distribución aleatoria de Poisson.

Tx/ indivs	Frecuencias	Frecuencias absolutas por tratamiento y número de núculas formadas																			
		Control con exclusión					Geitonogamia					Xenogamia					Control				
		0	1	2	3	4	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4
<i>E. decaisnei</i>																					
EDT-A	obs	31	11	6	5	1	7	5	5	4	0	17	12	6	7	6	26	14	16	13	10
	esp 0-4	25	19	8	2	0	6	8	5	2	1	12	17	12	6	2	17	26	21	11	4
	esp 1-4	-	8	8	5	2	-	5	5	3	1	-	9	10	8	4	-	15	17	13	8
EDT-B	obs	52	4	3	3	0	19	25	4	0	0	19	23	3	1	0	5	34	10	0	0
	esp 0-4	46	14	2	0	0	24	17	6	1	0	23	16	6	1	0	16	18	10	4	1
	esp 1-4	-	4	3	2	1	-	16	9	3	1	-	14	8	3	1	-	23	14	6	2
EDT-C	obs	-	-	-	-	-	8	4	1	0	0	18	1	5	3	3	24	8	12	6	2
	esp 0-4	-	-	-	-	-	8	4	1	0	0	10	11	6	2	1	17	19	11	4	1
	esp 1-4	-	-	-	-	-	-	3	2	1	0	-	3	4	3	2	-	9	9	6	3
EDT-D	obs	57	16	3	4	0	8	5	6	3	2	16	18	16	12	2	24	11	23	11	3
	esp 0-4	52	22	5	1	0	6	8	6	3	1	15	22	16	8	3	18	25	18	8	3
	esp 1-4	-	10	8	4	1	-	5	5	4	2	-	16	16	10	5	-	15	16	11	6
EDT-E	obs	8	3	1	0	1	2	5	5	4	2	8	6	12	2	5	6	6	4	17	5
	esp 0-4	7	5	2	0	0	3	5	5	3	2	6	11	9	5	2	4	10	11	8	5
	esp 1-4	-	2	2	1	0	-	5	5	4	2	-	7	8	6	3	-	7	10	9	6
Total	obs	148	34	13	12	2	44	44	21	11	4	78	60	42	25	16	85	73	65	47	20
	esp 0-4	127	63	16	3	0	42	46	25	9	2	62	79	51	22	7	68	100	73	36	13
	esp 1-4	-	24	20	12	5	-	32	27	15	6	-	48	48	31	16	-	66	68	47	24

Tabla 5.4.9. Continuación.

Tx/ indivs	Frecuencias	Frecuencias absolutas por tratamiento y número de núculas formadas									
		Control con exclusión					Control				
		0	1	2	3	4	0	1	2	3	4
<i>E. callisthysum</i>											
ECU-A	obs	100	43	8	0	0	57	19	26	4	0
	esp 0-4	102	40	8	1	0	49	38	15	4	1
	esp 1-4	-	27	16	6	2	-	19	16	9	4
ECU-B	obs	89	14	2	0	0	64	61	10	2	0
	esp 0-4	88	15	1	0	0	73	46	15	3	0
	esp 1-4	-	9	5	2	1	-	38	23	9	3
ECU-C	obs	128	3	0	0	0	46	17	7	0	0
	esp 0-4	128	3	0	0	0	45	20	4	1	0
	esp 1-4	-	2	1	0	0	-	12	8	3	1
ECU-D	obs	113	12	3	0	0	43	30	18	7	0
	esp 0-4	111	16	1	0	0	40	36	16	5	1
	esp 1-4	-	8	5	2	1	-	23	18	10	4
ECU-E	obs	100	11	7	0	0	72	62	33	6	2
	esp 0-4	95	20	2	0	0	73	64	28	8	2
	esp 1-4	-	8	6	3	1	-	46	34	17	6
ECU-F	obs	82	33	0	0	0	37	42	11	0	0
	esp 0-4	86	25	4	0	0	44	31	11	3	0
	esp 1-4	-	19	10	3	1	-	28	17	7	2
Total	obs	612	116	20	0	0	319	231	105	19	2
	esp 0-4	607	127	13	1	0	320	240	90	22	4
	esp 1-4	-	73	42	16	5	-	165	117	55	20

Tabla 5.4.9. Continuación.

		Frecuencias absolutas por tratamiento y número de núculas formadas																			
Tx/ indivs	Frecuencias	Control con exclusión					Geitonogamia					Xenogamia					Control				
		0	1	2	3	4	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>																					
EOS-A	obs	104	0	1	0	0	21	8	0	0	0	29	1	0	0	0	61	39	13	9	0
	esp 0-4	103	2	0	0	0	22	6	1	0	0	29	1	0	0	0	57	43	16	4	1
	esp 1-4	-	0	0	0	0	-	5	2	1	0	-	1	0	0	0	-	27	20	10	4
EOS-B	obs	55	10	0	0	0	20	15	0	0	0	32	8	3	0	0	26	19	18	6	0
	esp 0-4	56	9	1	0	0	23	10	2	0	0	31	10	2	0	0	24	25	13	5	1
	esp 1-4	-	6	3	1	0	-	9	4	1	0	-	6	4	1	0	-	17	14	8	3
EOS-C	obs	45	27	0	1	0	22	3	0	0	0	18	1	0	0	0	54	58	14	2	1
	esp 0-4	48	20	4	1	0	22	3	0	0	0	18	1	0	0	0	61	46	17	4	1
	esp 1-4	-	16	8	3	1		2	1	0	0	-	1	0	0	0	-	37	24	10	3
Total	obs	204	37	1	1	0	63	26	0	0	0	79	10	3	0	0	141	116	45	17	1
	esp 0-4	204	35	3	0	0	66	19	3	0	0	77	13	1	0	0	142	116	47	13	3
	esp 1-4	-	22	12	4	1	-	15	8	3	1	-	7	4	2	1	-	81	59	29	10

Tabla 5.4.12. Características de los transectos realizados para el estudio de la incidencia de los heteromorfismos sexuales y la heterocromía floral en poblaciones naturales de los taxones *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*. TX/POB: táxones y poblaciones. TRAN: transecto. FECHA: fecha en que se llevó a cabo el muestreo. LONG: longitud del transecto (m). ALT: altitud del transecto (metros sobre el nivel del mar). ORIENT: orientación. PEND: pendiente (%). El código de las poblaciones se especifica en la tabla 2.4.3.

TX/ PB	TRAN	FECHA	LONG (m)	ANCH (m)	ALT msm	ORIENT	PEND (%)
<i>E. decaisnei</i>							
EDA	T1	27.01.03	30	2	400	160°	45
EDA	T2	27.01.03	30	2	400	150°	45
EDA	T3	27.01.03	25	2	400	150°	45
EDA	T4	27.01.03	25	2	400	150°	45
EDAG	T1	23.02.03	30	2	200	230°	20
EDAG	T2	23.02.03	30	2	200	230°	20
EDAG	T3	23.02.03	30	2	200	230°	20
EDAGü	T1	5.02.03	25	4	475	320°	2
EDAGü	T1	5.02.03	20	2	500	140°	>45
EDAGü	T2	5.02.03	20	2	500	140°	>45
EDAY	T1	25.03.03	30	2	1550	220°	10
EDAY	T2	25.03.03	30	2	1550	130°	20
EDAZ	T1	30.01.03	10	1	25	0°	0
EDAZ	T2	30.01.03	10	2	25	0°	0
EDAZ	T3	30.01.03	10	1	25	0°	0
EDB	T1	17.01.01	25	2	350	135°	>45
EDB	T2	17.01.01	25	2	350	140°	30
EDB	T3	17.01.01	25	2	300	170°	20
EDB	T4	17.01.01	25	2	300	80°	10
EDB	T5	17.01.01	25	2	300	45°	15
EDB	T6	22.01.01	25	2	320	10°	15
EDB	T7	22.01.01	25	2	320	350°	20
EDB	T8	22.01.01	50	2	325	320°	30
EDB	T9	22.01.01	25	2	325	270°	20
EDB	T10	22.01.01	25	2	310	260°	30
EDB	T11	22.01.01	50	2	310	200°	30
EDB	T12	22.01.01	50	2	310	180°	>45
EDC	T1	16.03.03	30	2	245	60°	15
EDCA	T1	6.02.03	15	2	1075	140°	10
EDCA	T2	6.02.03	20	2	1075	60°	10
EDCA	T3	6.02.03	15	2	1075	110°	10
EDHP	T1	9.02.03	30	2	200	0°	20
EDHP	T2	9.02.03	30	2	200	0°	20

TX/ PB	TRAN	FECHA	LONG (m)	ANCH (m)	ALT msm	ORIENT	PEND (%)
EDHP	T3	9.02.03	30	2	200	0°	20
EDPB	T1	28.02.03	30	1	550	90°	>45
EDPB	T2	28.02.03	30	2	550	90°	>45
EDPB	T3	28.02.03	30	2	550	90°	>45
EDT	T1	21.02.03	30	2	500	300°	25
EDT	T2	21.02.03	30	2	500	300°	25
EDT	T3	21.02.03	30	2	500	300°	25
<i>E. callithyrsum</i>							
ECH	T1	23.03.02	25	5	900	300°	0
ECLA	T1	18.03.03	30	10	1200	130°	0
ECMO	T1	21.04.03	30	2	600	50°	0
ECT	T1	04.04.04	30	1	1300	40°	>45
ECT	T2	04.04.04	30	1	1300	60°	>45
ECT	T3	04.04.04	30	1	1350	20°	>45
ECT	T4	04.04.04	30	1	1500	190°	>45
ECT	T5	04.04.04	30	1	1525	152°	>45
ECUANT	T1	08.02.04	17,5	2	1010	316°	>45
ECUANT	T2	08.02.04	14	2	1000	316°	>45
<i>E. onosmifolium</i>							
EOA	T1	25.03.03	30	2	1325	0°	30
EOA	T2	25.03.03	5	2	1325	0°	30
EOA	T3	25.03.03	22	2	1350	0°	30
EOA	T4	25.03.03	30	2	1325	0°	30
EOAP	T1	25.03.03	30	2	1200	260°	>45
EOAP	T2	25.03.03	30	2	1200	260°	>45
EOAP	T3	25.03.03	30	2	1200	180°	45
EOCG	T1	20.03.03	20	5	1200	5°	40
EOCG	T2	20.03.03	20	4	1200	5°	40
EOCH	T1	22.03.03	30	2	975	270°	0
EOCH	T2	22.03.03	16	2	975	270°	0
EOCH	T3	22.03.03	17	2	1000	320°	0
EOCH	T4	22.03.03	17	2	1000	320°	0
EOBIN	T1	20.04.03	16	2	1250	80°	30
EOBIN	T2	20.04.03	13	2	1300	100°	30
EOBIN	T3	20.04.03	15	2	1300	40°	30
EOTAI	T1	20.03.03	21	4	1250	25°	0
EOTAI	T2	20.03.03	11	2	1250	30°	5
EOTAI	T3	20.03.03	11	2	1250	20°	2

Tabla 5.4.13. Incidencia de el heteromorfismo sexual y la heterocromía floral en poblaciones naturales de los taxones *E. decaisnei*, *E. callithyrsum* y *E. onosmifolium*. Porcentajes de individuos correspondientes a los distintos estados de las variables consideradas. Variables: SEXO (Herm= hermafrodita; Fem= femenino; Inter= intermedio; Gmon= ginomonóico); CO-S= color en la región apostapétala de la corola (Blanco= blanco; Rosa= PANTONE 210U suave; Fucsia= PANTONE 210U intenso; Lila= PANTONE 250U/256U; Azul celeste= PANTONE 278U suave; Azul ciano= PANTONE 279U intenso; Azul genciana= PANTONE REFLEX BLUE U); PL= tipo de distribución del color en la región apostapétala de la corola (0= patrón de tipo 0; 1= patrón de tipo 1; 2= patrón de tipo 2; 3= patrón de tipo 3; 4= patrón de tipo 4; 5= patrón de tipo 5); C-ESTM= color de los filamentos estaminales (Suav. Ros= PANTONE 210U; Int. Ros./ Púrp.= PANTONE 214U); C-ESTL= color del estilo (Blanco= blanco; Ros.= PANTONE 210 poco intenso). N: número total de individuos muestreados. El código de las poblaciones se especifica en la tabla 2.4.3.

		Sexo				Color de la región apostapétala de la corola (CO-S)							Patrón de líneas (PL)						
Taxon/ pob.	N	Herm	Fem	Inter	Gmon	Blanco	Rosa	Fucsia	Lila	Azul celeste	Azul ciano	Azul genciana	0	1	2	3	4	5	
<i>E. decaisnei</i>																			
EDA	66	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
EDAG	18	88,89	11,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
EDAGü	23	91,30	8,70	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	91,30	8,70	0,00	0,00	0,00	
EDAY	22	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
EDAZ	55	56,36	29,09	12,73	1,82	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
EDB	84	66,67	30,95	2,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	97,62	2,38	0,00	0,00	0,00	
EDC	23	4,35	95,65	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
EDCA	24	58,33	29,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	91,67	8,33	0,00	0,00	0,00	
EDHP	38	81,58	15,79	0,00	2,63	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
EDPB	147	73,47	26,53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	97,28	2,72	0,00	0,00	0,00	
EDT	33	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
<i>E. callithyrsum</i>																			
ECH	23	30,43	65,22	4,35	0,00	91,30	0,00	0,00	0,00	4,35	4,35	0,00	91,31	0,00	0,00	0,00	0,00	8,69	
ECLA	14	100,00	0,00	0,00	0,00	7,14	0,00	0,00	7,14	7,14	78,57	0,00	7,14	0,00	0,00	0,00	7,14	85,71	
ECMO	9	88,89	0,00	11,11	0,00	0,00	0,00	0,00	11,11	66,67	22,22	0,00	0,00	0,00	0,00	22,22	55,55	22,22	
ECT	124	93,55	4,84	1,61	0,00	13,71	8,06	13,71	9,68	25,00	29,84	0,00	11,29	0,00	0,00	0,00	36,29	52,42	
ECUANT	34	58,82	32,35	0,00	8,82	0,00	0,00	2,94	5,88	0,00	91,18	0,00	0,00	0,00	5,88	0,00	0,00	94,12	
<i>E. onosmifolium</i>																			
EOA	89	69,66	28,09	1,12	0,00	86,52	1,12	5,62	2,25	5,62	0,00	0,00	86,52	0,00	0,00	1,12	8,99	4,49	
EOAP	73	90,41	9,59	0,00	0,00	98,63	0,00	0,00	0,00	1,37	0,00	0,00	98,63	0,00	0,00	0,00	1,37	0,00	
EOCG	16	81,25	18,75	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
EOCH	54	98,15	1,85	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
EORIN	72	48,61	48,61	2,78	0,00	98,61	0,00	0,00	0,00	1,39	0,00	0,00	98,61	0,00	0,00	0,00	1,39	0,00	
EOTAI	53	64,15	33,96	0,00	0,00	96,22	1,89	0,00	0,00	1,89	0,00	0,00	96,22	0,00	0,00	0,00	1,89	1,89	
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>																			
EOSC	32	9,38	90,63	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
EOSGG	73	16,44	67,12	12,33	4,11	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
EOSP	45	80,00	6,67	4,44	8,89														

Tabla 5.4.13. Continuación (viene de la página anterior).

Taxon/ pob.	N	Color de los filamentos esta- minales (C-ESTM)			Color del estilo (C-ESTL)	
		Blanco	Suav. Ros	Int. Ros/ Púrp	Blanco	Ros.
<i>E. decaisnei</i>						
EDA	66	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
EDAG	18	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
EDAGü	23	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
EDAY	22	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
EDAZ	55	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
EDB	84	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
EDC	23	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
EDCA	24	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
EDHP	38	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
EDPB	147	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
EDT	33	0,00	0,00	100,00	100,00	0,00
<i>E. callithyrsum</i>						
ECH	23	52,17	34,78	13,04	82,61	21,73
ECLA	14	0,00	42,86	57,14	42,86	57,14
ECMO	9	22,22	55,55	22,22	88,89	11,11
ECT	124	40,32	29,03	30,64	90,32	9,68
ECUANT	34	0,00	20,59	79,41	97,06	2,94
<i>E. onosmifolium</i>						
EOA	89	89,89	4,49	6,74	92,13	8,99
EOAP	73	98,63	1,37	0,00	100,00	0,00
EOCG	16	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00
EOCH	54	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00
EORIN	72	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00
EOTAI	53	98,11	0,00	1,89	98,11	1,89
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>						
EOSC	32	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00
EOSGG	73	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00
EOSP	45	100,00	0,00	0,00	100,00	0,00

Anexo V

3tabla 6.4.1. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan el tamaño de los individuos, según poblaciones naturales (cm). Variables (Var): L-ID= altura; DS-ID= diámetro medio. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Pob: poblaciones (el código empleado se puede consultar en la tabla 2.4.1.).

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media \pm E.T.
LID	ED	EDA	10	[76,00 - 210,00]	153,40 \pm 14,62
		EDAG	10	[70,00 - 190,00]	129,50 \pm 11,75
		EDAGÜ	11	[85,00 - 200,00]	143,00 \pm 10,88
		EDAY	10	[120,00 - 260,00]	177,00 \pm 14,22
		EDAZ	39	[90,00 - 300,00]	175,26 \pm 7,83
		EDC	20	[66,00 - 150,00]	100,85 \pm 4,87
		EDCA	11	[130,00 - 230,00]	178,18 \pm 10,14
		EDPB	11	[120,00 - 200,00]	145,18 \pm 7,77
	EC	ECH	9	[120,00 - 280,00]	170,00 \pm 15,37
		ECMO	10	[120,00 - 320,00]	215,50 \pm 19,67
		ECT	15	[110,00 - 300,00]	174,60 \pm 13,94
		ECUANT	10	[85,00 - 260,00]	166,50 \pm 16,28
		ECUARI	6	[140,00 - 360,00]	229,17 \pm 39,21
	EO	EOA	16	[98,00 - 290,00]	154,00 \pm 12,29
		EOAP	10	[68,00 - 125,00]	103,90 \pm 5,38
		EOCG	10	[58,00 - 167,00]	85,30 \pm 9,64
		EOCH	10	[55,00 - 215,00]	104,60 \pm 14,74
		EORIN	9	[110,00 - 200,00]	150,00 \pm 11,81
		EOTAI	3	[100,00 - 140,00]	126,67 \pm 13,33
	EOS	EOSC	12	[65,00 - 167,00]	111,92 \pm 9,62
		EOSP	9	[93,00 - 170,00]	128,89 \pm 8,46

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media \pm E.T.
DSID	ED	EDA	10	[77,00 - 233,50]	165,20 \pm 16,91
		EDAG	10	[80,00 - 207,50]	145,25 \pm 11,63
		EDAGÜ	11	[81,00 - 252,50]	173,95 \pm 17,36
		EDAY	10	[125,00 - 320,00]	215,75 \pm 21,29
		EDAZ	39	[129,50 - 275,00]	193,96 \pm 5,32
		EDC	20	[48,00 - 166,00]	99,95 \pm 7,25
		EDCA	11	[107,50 - 260,00]	201,14 \pm 13,92
		EDPB	11	[37,50 - 245,00]	123,86 \pm 17,09
	EC	ECH	9	[115,00 - 305,00]	186,67 \pm 19,68
		ECMO	10	[190,00 - 330,00]	260,00 \pm 14,55
		ECT	15	[82,50 - 550,00]	224,23 \pm 35,40
		ECUANT	10	[130,00 - 370,00]	204,25 \pm 26,99
		ECUARI	6	[150,00 - 345,00]	228,33 \pm 35,02
	EO	EOA	16	[78,00 - 330,00]	170,00 \pm 16,23
		EOAP	10	[81,00 - 142,50]	116,40 \pm 7,25
		EOCG	10	[82,50 - 185,00]	125,05 \pm 10,17
		EOCH	10	[62,50 - 225,00]	129,40 \pm 15,47
		EORIN	9	[60,00 - 240,00]	158,89 \pm 20,04
		EOTAI	3	[82,50 - 200,00]	160,00 \pm 38,76
	EOS	EOSC	12	[66,50 - 250,00]	122,54 \pm 15,52
		EOSP	9	[95,50 - 187,00]	138,17 \pm 9,79

Tabla 6.4.5. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan el tamaño de las inflorescencias, según poblaciones naturales (cm). Variables (Var): L-IF= longitud; D-IF: diámetro. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callitrysum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Pob: poblaciones (el código empleado se puede consultar en la tabla 2.4.3.).

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media \pm E.T.
LIF	ED	EDA	10	[6,00 - 15,00]	10,50 \pm 0,90
		EDAG	10	[8,00 - 25,00]	16,20 \pm 1,69
		EDAGÜ	11	[13,00 - 24,00]	17,64 \pm 1,08
		EDAY	10	[14,00 - 32,00]	25,50 \pm 1,71
		EDAZ	39	[7,00 - 22,00]	12,92 \pm 0,63
		EDC	20	[6,50 - 18,00]	11,10 \pm 0,61
		EDCA	11	[14,00 - 28,00]	19,45 \pm 1,37
		EDPB	11	[11,00 - 23,00]	17,27 \pm 1,14
	EC	ECH	9	[18,00 - 30,00]	24,89 \pm 1,31
		ECMO	10	[26,00 - 68,00]	44,50 \pm 4,40
		ECT	15	[18,00 - 50,00]	29,43 \pm 2,09
		ECUAN'T	10	[24,00 - 37,00]	30,50 \pm 1,41
		ECUARI	6	[19,00 - 36,00]	28,33 \pm 2,40
	EO	EOA	16	[13,50 - 30,00]	19,03 \pm 1,36
		EOAP	10	[6,50 - 24,00]	16,55 \pm 1,52
		EOCG	10	[10,00 - 51,00]	22,55 \pm 3,67
		EOCH	10	[10,00 - 34,00]	20,35 \pm 2,23
		EORIN	9	[17,00 - 43,00]	23,11 \pm 2,86
		EOTAI	3	[22,00 - 30,00]	26,00 \pm 2,31
	EOS	EOSC	12	[11,00 - 21,00]	14,75 \pm 0,78
		EOSP	9	[12,00 - 26,00]	17,72 \pm 1,37

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media \pm E.T.
DIF	ED	EDA	10	[4,00 - 13,00]	8,50 \pm 0,75
		EDAG	10	[6,50 - 19,00]	12,60 \pm 1,26
		EDAGÜ	11	[9,00 - 16,00]	11,82 \pm 0,70
		EDAY	10	[9,00 - 18,00]	13,90 \pm 0,98
		EDAZ	39	[6,00 - 16,00]	9,47 \pm 0,40
		EDC	20	[5,50 - 15,00]	9,30 \pm 0,61
		EDCA	11	[9,00 - 15,00]	11,64 \pm 0,61
		EDPB	11	[9,00 - 16,00]	12,73 \pm 0,87
	EC	ECH	9	[5,00 - 10,00]	7,89 \pm 0,45
		ECMO	10	[6,00 - 10,00]	8,05 \pm 0,39
		ECT	15	[5,00 - 10,00]	7,60 \pm 0,30
		ECUAN'T	10	[6,00 - 9,50]	7,45 \pm 0,38
		ECUARI	6	[7,00 - 11,00]	8,67 \pm 0,56
	EO	EOA	16	[2,50 - 6,00]	4,34 \pm 0,23
		EOAP	10	[3,00 - 7,00]	4,70 \pm 0,44
		EOCG	10	[4,00 - 10,50]	5,80 \pm 0,65
		EOCH	10	[2,50 - 7,00]	5,45 \pm 0,40
		EORIN	9	[3,50 - 7,00]	4,67 \pm 0,46
		EOTAI	3	[6,00 - 7,00]	6,67 \pm 0,33
	EOS	EOSC	12	[4,00 - 6,00]	4,71 \pm 0,17
		EOSP	9	[3,00 - 5,00]	4,28 \pm 0,25

Tabla 6.4.8. Estadísticos descriptivos correspondientes a la densidad de cincinos por inflorescencia según poblaciones naturales (cincinos/ cm). Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Pob: poblaciones (el código empleado se puede consultar en la tabla 2.4.3.).

Tx	Pob	N	Rango	Media ± E.T.
ED	EDA	10	[1,92 - 3,78]	2,78 ± 0,18
	EDAG	10	[1,60 - 3,50]	2,49 ± 0,20
	EDAGÜ	11	[1,21 - 2,85]	1,76 ± 0,15
	EDAY	10	[1,44 - 3,32]	2,49 ± 0,20
	EDAZ	39	[1,43 - 4,00]	2,54 ± 0,08
	EDC	20	[1,44 - 3,40]	2,30 ± 0,13
	EDCA	11	[1,64 - 2,47]	2,09 ± 0,08
	EDPB	11	[1,39 - 2,45]	1,99 ± 0,11
EC	ECH	9	[1,32 - 2,18]	1,69 ± 0,09
	ECMO	10	[0,81 - 2,76]	1,93 ± 0,19
	ECT	15	[0,26 - 3,17]	1,91 ± 0,18
	ECUANT	10	[1,49 - 2,84]	2,22 ± 0,14
	ECUARI	6	[1,25 - 3,05]	1,75 ± 0,28
EO	EOA	16	[1,75 - 3,87]	2,51 ± 0,13
	EOAP	10	[2,22 - 4,36]	2,95 ± 0,21
	EOCG	10	[1,21 - 3,00]	2,10 ± 0,17
	EOCH	10	[1,71 - 3,24]	2,39 ± 0,17
	EORIN	9	[1,58 - 2,59]	2,08 ± 0,13
	EOTAI	3	[1,73 - 2,53]	2,18 ± 0,24
EOS	EOSC	12	[1,83 - 3,46]	2,61 ± 0,16
	EOSP	9	[1,78 - 2,93]	2,31 ± 0,11

Tabla 6.4.12. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan la oferta floral de la inflorescencia, según poblaciones naturales. Variables (Var): CC-IF: número de cincinos por inflorescencia; FL-CC= número de flores por cincino; FL-IF= número de flores por inflorescencia. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Pob: poblaciones (el código empleado se puede consultar en la tabla 2.4.3.).

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media ± E.T.
CCIF	ED	EDA	10	[18,00 - 42,00]	28,40 ± 2,30
		EDAG	10	[28,00 - 46,00]	37,70 ± 1,93
		EDAGÜ	11	[17,00 - 57,00]	31,55 ± 3,72
		EDAY	10	[36,00 - 80,00]	61,70 ± 4,69
		EDAZ	39	[20,00 - 53,00]	31,69 ± 1,23
		EDC	20	[15,00 - 35,00]	24,85 ± 1,45
		EDCA	11	[28,00 - 63,00]	40,18 ± 2,69
		EDPB	11	[27,00 - 48,00]	33,64 ± 2,13
	EC	ECH	9	[34,00 - 50,00]	41,56 ± 1,97
		ECMO	10	[55,00 - 95,00]	79,30 ± 4,71
		ECT	15	[13,00 - 76,00]	51,93 ± 3,82
		ECUANT	10	[49,00 - 97,00]	67,40 ± 5,14
		ECUARI	6	[35,00 - 58,00]	46,83 ± 3,41
	EO	EOA	16	[31,00 - 66,00]	46,88 ± 3,04
		EOAP	10	[30,00 - 72,00]	51,40 ± 4,15
		EOCG	10	[23,00 - 81,00]	44,40 ± 5,53
		EOCH	10	[31,00 - 68,00]	46,30 ± 3,93
		EORIN	9	[40,00 - 68,00]	45,78 ± 2,96
		EOTAI	3	[38,00 - 76,00]	57,67 ± 10,99
	EOS	EOSC	12	[22,00 - 46,00]	37,83 ± 2,07
		EOSP	9	[30,00 - 64,00]	40,56 ± 3,42

Tabla 6.4.12. Continuación.

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media \pm E.T.
<i>FLCC</i>	ED	EDA	10	[6,67 - 15,89]	12,60 \pm 0,95
		EDAG	10	[5,78 - 22,33]	13,46 \pm 1,58
		EDAGÜ	11	[10,33 - 23,22]	16,55 \pm 1,31
		EDAY	10	[9,22 - 19,56]	13,40 \pm 1,01
		EDAZ	39	[5,89 - 17,44]	10,44 \pm 0,38
		EDC	20	[5,89 - 17,78]	12,69 \pm 0,64
		EDCA	11	[9,56 - 16,44]	13,56 \pm 0,58
		EDPB	11	[9,33 - 29,78]	15,02 \pm 1,89
	EC	ECH	9	[20,89 - 28,78]	24,31 \pm 1,03
		ECMO	10	[17,33 - 28,44]	22,97 \pm 1,22
		ECT	15	[14,33 - 25,89]	21,41 \pm 0,84
		ECUANT	10	[15,11 - 31,56]	19,57 \pm 1,44
		ECUARI	6	[13,44 - 19,78]	17,63 \pm 0,93
	EO	EOA	16	[10,33 - 22,44]	15,16 \pm 0,80
		EOAP	10	[14,00 - 26,33]	17,77 \pm 1,27
		EOCG	10	[10,56 - 24,44]	15,40 \pm 1,21
		EOCH	10	[7,78 - 20,00]	14,10 \pm 1,16
		EORIN	9	[9,22 - 25,11]	15,37 \pm 1,47
		EOTAI	3	[14,11 - 24,22]	18,93 \pm 2,93
	EOS	EOSC	12	[12,44 - 24,89]	19,22 \pm 1,11
		EOSP	9	[12,33 - 22,11]	15,78 \pm 1,04

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media \pm E.T.
<i>FLIF</i>	ED	EDA	10	[133,33 - 648,67]	363,82 \pm 45,25
		EDAG	10	[161,78 - 1.027,33]	529,06 \pm 82,65
		EDAGÜ	11	[186,00 - 861,33]	529,94 \pm 70,80
		EDAY	10	[396,56 - 1.232,00]	831,32 \pm 89,02
		EDAZ	39	[147,22 - 644,00]	337,56 \pm 21,52
		EDC	20	[113,33 - 491,11]	315,26 \pm 23,34
		EDCA	11	[344,00 - 945,00]	549,00 \pm 50,48
		EDPB	11	[255,00 - 952,89]	503,01 \pm 66,01
	EC	ECH	9	[742,78 - 1.405,56]	1.012,10 \pm 69,50
		ECMO	10	[1.283,33 - 2.417,78]	1.799,58 \pm 116,39
		ECT	15	[320,67 - 1.908,44]	1.100,43 \pm 90,53
		ECUANT	10	[942,22 - 1.778,33]	1.293,24 \pm 97,66
		ECUARI	6	[614,44 - 1.002,00]	819,11 \pm 58,80
	EO	EOA	16	[389,22 - 1.218,00]	728,32 \pm 73,05
		EOAP	10	[420,00 - 1.474,67]	934,87 \pm 115,76
		EOCG	10	[281,11 - 1.980,00]	724,68 \pm 152,74
		EOCH	10	[241,11 - 1.360,00]	677,10 \pm 98,71
		EORIN	9	[378,11 - 1.707,56]	732,30 \pm 128,77
		EOTAI	3	[920,44 - 1.088,22]	1.027,04 \pm 53,49
	EOS	EOSC	12	[547,56 - 1.027,33]	714,42 \pm 45,77
		EOSP	9	[412,44 - 1.017,11]	637,52 \pm 63,71

Tabla 6.4.16. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan la oferta floral del individuo, según poblaciones naturales. Variables (Var): IF-ID= número de inflorescencias por individuo; FL-ID= número de flores por individuo. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Pob: poblaciones (el código empleado se puede consultar en la tabla 2.4.3.).

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media \pm E.T.
IFID	ED	EDA	10	[5,00 - 90,00]	39,50 \pm 7,69
		EDAG	10	[7,00 - 89,00]	45,70 \pm 8,41
		EDAGÜ	11	[9,00 - 330,00]	104,64 \pm 32,73
		EDAY	10	[31,00 - 250,00]	126,60 \pm 25,97
		EDAZ	39	[25,00 - 300,00]	112,92 \pm 11,25
		EDC	20	[7,00 - 92,00]	25,75 \pm 5,06
		EDCA	11	[22,00 - 190,00]	111,82 \pm 15,32
		EDPB	11	[1,00 - 125,00]	36,91 \pm 10,87
	EC	ECH	9	[6,00 - 90,00]	41,11 \pm 9,98
		ECMO	10	[10,00 - 53,00]	32,40 \pm 4,14
		ECT	15	[1,00 - 550,00]	105,93 \pm 41,22
		ECUANT	10	[10,00 - 210,00]	53,20 \pm 20,11
		ECUARI	6	[9,00 - 140,00]	48,00 \pm 20,97
	EO	EOA	16	[28,00 - 1.000,00]	192,81 \pm 58,53
		EOAP	10	[16,00 - 63,00]	42,00 \pm 5,27
		EOCG	10	[10,00 - 240,00]	82,60 \pm 24,71
		EOCH	10	[15,00 - 245,00]	122,90 \pm 26,54
		EORIN	9	[4,00 - 255,00]	117,22 \pm 32,54
		EOTAI	3	[23,00 - 250,00]	129,33 \pm 65,92
	EOS	EOSC	12	[8,00 - 145,00]	44,67 \pm 11,63
		EOSP	9	[6,00 - 35,00]	24,11 \pm 3,03

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media \pm E.T.
FLID	ED	EDA	10	[667 - 58.380]	16.800 \pm 5.139
		EDAG	10	[2.912 - 72.288]	24.878 \pm 6.663
		EDAGÜ	11	[3.226 - 225.867]	60.067 \pm 21.645
		EDAY	10	[24.542 - 246.400]	111.962 \pm 29.807
		EDAZ	39	[10.220 - 171.600]	38.195 \pm 5.512
		EDC	20	[1.587 - 22.080]	7.670 \pm 1.338
		EDCA	11	[11.249 - 110.572]	62.576 \pm 10.494
		EDPB	11	[468 - 60.032]	17.849 \pm 5.590
	EC	ECH	9	[5.501 - 114.210]	43.311 \pm 11.871
		ECMO	10	[18.630 - 87.040]	56.614 \pm 6.701
		ECT	15	[855 - 613.333]	130.330 \pm 50.231
		ECUANT	10	[10.133 - 225.307]	65.340 \pm 22.349
		ECUARI	6	[8.544 - 86.022]	36.717 \pm 14.430
	EO	EOA	16	[12.066 - 527.333]	133.688 \pm 33.497
		EOAP	10	[12.544 - 76.384]	38.502 \pm 6.745
		EOCG	10	[8.194 - 202.400]	55.399 \pm 18.928
		EOCH	10	[8.873 - 205.256]	83.122 \pm 21.827
		EORIN	9	[2.366 - 141.610]	68.678 \pm 15.306
		EOTAI	3	[24.666 - 272.056]	134.191 \pm 72.807
	EOS	EOSC	12	[6.612 - 85.550]	30.164 \pm 6.905
		EOSP	9	[3.873 - 26.445]	14.701 \pm 1.958

Tabla 6.4.19. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan la fecundidad relativa del individuo, según poblaciones naturales. Variables (Var): FRFL-ID= porcentaje de frutos por flor; SEOV-ID= porcentaje de semillas por óvulo; ABFL-ID= porcentaje de abortos por flor. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsun*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. Pob: poblaciones (el código empleado se puede consultar en la tabla 2.4.3.).

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media ± E.T.
FRFLID	ED	EDA	10	[23,33 - 77,69]	50,58 ± 5,52
		EDAG	10	[25,29 - 73,85]	52,78 ± 6,10
		EDAGÜ	11	[8,59 - 40,86]	24,77 ± 3,14
		EDAY	10	[24,70 - 96,23]	65,36 ± 7,25
		EDAZ	39	[24,32 - 78,95]	53,50 ± 1,90
		EDC	20	[41,98 - 86,79]	61,43 ± 2,65
		EDCA	11	[58,78 - 94,92]	79,21 ± 3,26
		EDPB	11	[30,86 - 88,11]	66,27 ± 4,74
	EC	ECH	9	[29,52 - 80,85]	54,03 ± 5,71
		ECMO	10	[26,67 - 82,14]	58,50 ± 5,24
		ECT	15	[35,65 - 80,00]	58,92 ± 3,48
		ECUANT	10	[22,42 - 83,54]	67,65 ± 5,42
		ECUARI	6	[51,72 - 71,07]	63,83 ± 3,37
	EO	EOA	16	[32,08 - 75,23]	52,24 ± 3,10
		EOAP	10	[41,44 - 86,05]	59,92 ± 3,95
		EOCG	10	[18,49 - 76,92]	50,47 ± 5,31
		EOCH	10	[7,35 - 75,31]	48,61 ± 7,78
		EORIN	9	[4,76 - 94,92]	53,70 ± 10,47
		EOTAI	3	[47,71 - 61,45]	54,23 ± 3,98
	EOS	EOSC	12	[18,10 - 76,71]	43,95 ± 5,71
		EOSP	9	[35,16 - 75,23]	58,77 ± 4,15

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media ± E.T.
SEOVID	ED	EDA	10	[10,42 - 35,99]	21,58 ± 2,43
		EDAG	10	[6,09 - 33,13]	18,11 ± 2,91
		EDAGÜ	11	[3,62 - 22,97]	11,93 ± 1,73
		EDAY	10	[8,95 - 39,96]	26,68 ± 2,95
		EDAZ	39	[13,79 - 35,66]	24,20 ± 1,05
		EDC	20	[13,97 - 42,08]	27,05 ± 1,43
		EDCA	11	[27,61 - 55,94]	41,00 ± 2,73
		EDPB	11	[8,96 - 45,13]	29,43 ± 2,99
	EC	ECH	9	[7,34 - 28,25]	16,32 ± 2,09
		ECMO	10	[7,38 - 20,47]	15,90 ± 1,20
		ECT	15	[10,93 - 25,97]	18,65 ± 1,28
		ECUANT	10	[7,73 - 32,22]	21,18 ± 2,07
		ECUARI	6	[17,41 - 32,95]	23,92 ± 2,06
	EO	EOA	16	[10,27 - 23,67]	16,55 ± 0,97
		EOAP	10	[14,42 - 29,83]	19,97 ± 1,47
		EOCG	10	[7,53 - 25,00]	15,08 ± 1,55
		EOCH	10	[1,79 - 31,17]	16,43 ± 3,07
		EORIN	9	[0,97 - 27,32]	14,05 ± 3,01
		EOTAI	3	[14,11 - 22,14]	17,33 ± 2,45
	EOS	EOSC	12	[2,23 - 14,83]	7,98 ± 1,24
		EOSP	9	[7,33 - 25,00]	18,09 ± 2,26

Tabla 6.4.19. Continuación.

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media \pm E.T.
ABFLID	ED	EDA	10	[7,25 - 21,84]	16,26 \pm 1,53
		EDAG	10	[0,81 - 17,39]	8,22 \pm 1,34
		EDAGÜ	11	[13,00 - 71,07]	31,62 \pm 5,30
		EDAY	10	[0,00 - 44,09]	12,27 \pm 4,69
		EDAZ	39	[6,03 - 37,04]	21,17 \pm 1,25
		EDC	20	[4,55 - 40,59]	22,24 \pm 2,31
		EDCA	11	[0,00 - 9,88]	4,88 \pm 0,95
		EDPB	11	[0,54 - 34,77]	7,98 \pm 3,01
	EC	ECH	9	[3,98 - 34,29]	17,49 \pm 4,06
		ECMO	10	[0,00 - 6,01]	2,18 \pm 0,62
		ECT	15	[0,57 - 16,17]	6,59 \pm 1,22
		ECUANT	10	[0,00 - 16,57]	3,97 \pm 1,51
		ECUARI	6	[0,60 - 8,05]	2,63 \pm 1,14
	EO	EOA	16	[0,00 - 4,10]	1,68 \pm 0,27
		EOAP	10	[0,00 - 11,31]	2,57 \pm 1,23
		EOCG	10	[0,89 - 36,99]	10,83 \pm 3,74
		EOCH	10	[0,00 - 6,17]	2,49 \pm 0,75
		EORIN	9	[0,00 - 15,04]	5,46 \pm 1,65
		EOTAI	3	[2,36 - 6,88]	4,49 \pm 1,31
	EOS	EOSC	12	[0,00 - 32,76]	6,94 \pm 2,72
		EOSP	9	[1,25 - 23,57]	9,26 \pm 2,69

Tabla 6.4.24. Estadísticos descriptivos de las variables que caracterizan la fecundidad total del individuo, según poblaciones naturales. Variables (Var): FR-ID= número total de frutos por individuo; SE-ID= número total de semillas por individuo; AB-ID= número total de flores abortadas por individuo. Táxones (Tx): ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *specabile*. Pob: poblaciones (el código empleado se puede consultar en la tabla 2.4.3.).

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media ± E.T.
<i>FRID</i>	ED	EDA	10	[156 - 36.543]	9.522 ± 3.334
		EDAG	10	[832 - 34.018]	13.130 ± 3.641
		EDAGÜ	11	[575 - 53.571]	15.986 ± 5.771
		EDAY	10	[19.528 - 150.535]	58.951 ± 14.312
		EDAZ	39	[4.225 - 76.101]	19.233 ± 2.407
		EDC	20	[1.040 - 12.803]	4.654 ± 819
		EDCA	11	[10.677 - 92.213]	48.441 ± 8.248
		EDPB	11	[317 - 24.688]	10.230 ± 2.470
	EC	ECH	9	[2.713 - 68.007]	22.750 ± 7.231
		ECMO	10	[13.442 - 65.332]	32.716 ± 5.277
		ECT	15	[684 - 444.138]	85.879 ± 34.286
		ECUANT	10	[3.988 - 152.413]	47.000 ± 16.092
		ECUARI	6	[4.419 - 53.673]	23.061 ± 8.783
	EO	EOA	16	[7.689 - 169.145]	64.016 ± 13.382
		EOAP	10	[7.974 - 65.726]	23.573 ± 5.247
		EOCG	10	[3.155 - 127.437]	30.672 ± 12.077
		EOCH	10	[753 - 99.694]	43.810 ± 11.289
		EORIN	9	[1.424 - 110.952]	42.123 ± 15.189
		EOTAI	3	[13.207 - 167.167]	76.957 ± 46.372
	EOS	EOSC	12	[1.197 - 65.627]	15.921 ± 5.429
		EOSP	9	[2.442 - 18.181]	8.857 ± 1.576

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media ± E.T.
<i>SEID</i>	ED	EDA	10	[278 - 44.520]	14.925 ± 4.058
		EDAG	10	[1.024 - 48.901]	18.492 ± 5.600
		EDAGÜ	11	[968 - 100.980]	29.705 ± 11.043
		EDAY	10	[32.033 - 323.378]	102.010 ± 29.365
		EDAZ	39	[8.133 - 133.093]	35.843 ± 4.934
		EDC	20	[1.621 - 22.734]	8.101 ± 1.417
		EDCA	11	[18.209 - 164.250]	96.276 ± 14.489
		EDPB	11	[644 - 43.120]	17.163 ± 4.239
	EC	ECH	9	[4.080 - 74.730]	24.666 ± 7.557
		ECMO	10	[13.340 - 65.116]	35.938 ± 5.556
		ECT	15	[850 - 453.333]	102.641 ± 38.177
		ECUANT	10	[5.497 - 160.697]	57.074 ± 19.393
		ECUARI	6	[8.256 - 71.136]	31.600 ± 10.951
	EO	EOA	16	[9.632 - 233.333]	83.371 ± 18.292
		EOAP	10	[10.496 - 91.140]	32.274 ± 7.565
		EOCG	10	[5.027 - 117.333]	35.759 ± 12.541
		EOCH	10	[660 - 153.742]	61.684 ± 17.224
		EORIN	9	[1.564 - 108.290]	41.715 ± 14.230
		EOTAI	3	[15.538 - 240.917]	105.393 ± 68.952
	EOS	EOSC	12	[950 - 50.750]	10.691 ± 3.936
		EOSP	9	[3.305 - 24.850]	11.037 ± 2.397

Tabla 6.4.24. Continuación.

Var	Tx	Pob	N	Rango	Media \pm E.T.
<i>ABID</i>	ED	EDA	10	[144 - 8.022]	2.543 \pm 744
		EDAG	10	[244 - 4.725]	1.794 \pm 504
		EDAGÜ	11	[419 - 99.903]	21.312 \pm 9.116
		EDAY	10	[0 - 87.577]	23.122 \pm 10.772
		EDAZ	39	[1.319 - 40.289]	8.125 \pm 1.325
		EDC	20	[90 - 6.123]	1.843 \pm 393
		EDCA	11	[0 - 6.770]	3.030 \pm 674
		EDPB	11	[8 - 20.871]	2.461 \pm 1.858
	EC	ECH	9	[234 - 24.416]	8.475 \pm 2.806
		ECMO	10	[0 - 3.815]	1.244 \pm 405
		ECT	15	[27 - 31.398]	6.212 \pm 2.385
		ECUANT	10	[0 - 8.244]	2.228 \pm 889
		ECUARI	6	[258 - 687]	455 \pm 64
	EO	EOA	16	[0 - 6.649]	1.691 \pm 486
		EOAP	10	[0 - 3.837]	902 \pm 409
		EOCG	10	[96 - 17.083]	4.803 \pm 1.821
		EOCH	10	[0 - 3.778]	1.355 \pm 446
		EORIN	9	[0 - 4.112]	2.160 \pm 600
		EOTAI	3	[583 - 11.472]	6.446 \pm 3.171
	EOS	EOSC	12	[0 - 3.772]	949 \pm 318
		EOSP	9	[171 - 3.033]	1.171 \pm 320

Tabla 6.4.27. Estadísticos descriptivos correspondientes al peso fresco de las semillas según poblaciones naturales (x10-4 g). Muestras: P.GRAL= muestra de la población general; GRAL-H= muestra general de individuos hermafroditas; GRAL-F= muestra general de individuos femeninos; GRAL-I= muestra general de individuos intermedios. Pob: poblaciones (el código empleado se puede consultar en la tabla 2.4.3.).

Táxon	Población	N	Rango	Media \pm E.T.
ED	EDA	20	[21 - 58]	44,15 \pm 2,16
	EDAG	20	[20 - 49]	34,40 \pm 1,79
	EDAGü	20	[15 - 41]	27,75 \pm 1,94
	EDAY	20	[25 - 58]	37,30 \pm 2,18
	EDAZ	30	[16 - 72]	41,13 \pm 3,40
	EDB	40	[5 - 50]	27,55 \pm 1,62
	EDC	30	[16 - 68]	42,77 \pm 2,27
	EDCA	30	[16 - 59]	34,50 \pm 2,14
	EDHP	30	[8 - 74]	33,17 \pm 2,43
	EDPB	20	[13 - 52]	27,20 \pm 2,26
	EDT	50	[6 - 65]	33,32 \pm 1,80
EC	ECH	30	[11 - 41]	28,90 \pm 1,29
	ECLA	54	[5 - 36]	20,04 \pm 0,87
	ECMO	30	[11 - 42]	24,93 \pm 1,16
	ECT	40	[4 - 36]	18,98 \pm 1,17
	ECUANT	20	[8 - 40]	21,00 \pm 1,97
	ECUARI	20	[9 - 45]	26,75 \pm 1,85
	ECVAL	30	[10 - 44]	28,17 \pm 1,54
EO	EOA	60	[1 - 38]	18,50 \pm 0,96
	EOAP	20	[7 - 22]	16,55 \pm 0,89
	EOCG	30	[8 - 34]	21,27 \pm 1,08
	EOCH	20	[15 - 29]	23,50 \pm 0,87
	EOI	20	[5 - 32]	19,90 \pm 1,59
	EOIN	30	[7 - 36]	21,37 \pm 1,02
	EOTAI	26	[8 - 30]	22,50 \pm 0,95
EOS	EOSC	30	[17 - 42]	32,03 \pm 4,82
	EOSGG	30	[12 - 37]	27,10 \pm 1,31
	EOSP	30	[8 - 38]	25,13 \pm 1,33

Anexo VI

Tabla 7.3.2. Poblaciones muestreadas para el estudio morfológico de la flor y la hoja. N= número total de individuos muestreados por población; H= número de individuos hermafroditas; F= número de individuos femeninos; DD= número de individuos de sexo desconocido. El código de las poblaciones se encuentra explicado en la tabla 2.4.3.

Taxon/ población	Flor			Hoja				Año recolección
	N	H	F	N	H	F	DD	
<i>E. decaisnei</i>								
EDA	16	16	0	-	-	-	-	2003
EDAG	12	11	1	-	-	-	-	2003
EDAGÜ	20	14	6	-	-	-	-	2003
EDAY	18	17	1	-	-	-	-	2003
EDAZ	20	13	7	-	-	-	-	2003
EDB	39	31	8	27	12	5	10	2001
EDC	22	10	9	18	9	5	4	2002
EDCA	17	13	4					2003
EDHP	20	17	3	20	17	3	0	2002
EDM	18	13	5	20	12	5	3	2002
EDPA	15	10	5	-	-	-	-	2003
EDSO	20	16	4	19	15	4	0	2002
EDT	19	15	4	20	15	4	1	2002
EDV	19	15	4	20	15	4	1	2002
<i>E. callithyrsum</i>								
ECH	26	15	10	-	-	-	-	2003
ECL	22	20	1	11	7	0	4	2003
ECLE	-	-	-	7	0	0	7	
ECMO	12	11	1	11	9	1	1	2003
ECT	45	41	4	45	41	4	0	2002
ECUANT	29	22	7	34	20	7	7	2002
ECUARI	19	18	1	10	10	0	0	2003
ECUU	2	2	0	2	2	0	0	2003
ECVAL	8	8	0	8	6	0	2	2003
<i>E. onosmifolium</i>								
EOA	24	17	7	10	2	0	8	2003
EOAP	21	16	5	10	5	0	5	2003
EOCG	23	15	8	-	-	-	-	2003
EOCH	21	16	4	10	4	1	5	2003
EOI	22	16	6	28	23	5	0	2002
FORIN	18	12	6	5	0	1	4	2003
EOTAI	28	20	6	-	-	-	-	2003
<i>E. onosmifolium</i> ssp. <i>spectabile</i>								
EOSC	15	3	12	15	3	12	0	2003
EOSGG	29	15	12	10	1	8	1	2003
EOSP	28	27	1	33	28	2	3	2002

Tabla 7.4.1. Correlación (coordenadas), contribución a la varianza y comunalidades de cada una de las variables con respecto a los factores 1, 2 y 3, correspondientes al ACP sobre los caracteres florales de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.).

Variables	Coordenadas			Contribución a la varianza			Comunalidades		
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 1	Factor 2	Factor 3
<i>Ab</i>	0,951	0,012	0,061	0,022	0,000	0,002	0,904	0,904	0,908
<i>Ab2</i>	0,955	-0,026	0,058	0,022	0,000	0,002	0,912	0,912	0,916
<i>Al1</i>	0,975	0,072	-0,148	0,023	0,002	0,012	0,950	0,955	0,977
<i>Al2</i>	0,968	0,083	-0,145	0,023	0,002	0,011	0,936	0,943	0,964
<i>Al3</i>	0,978	0,101	-0,113	0,023	0,003	0,007	0,957	0,967	0,980
<i>Al4</i>	0,957	0,092	-0,193	0,022	0,003	0,020	0,915	0,923	0,961
<i>Al5</i>	0,962	0,118	-0,182	0,023	0,004	0,018	0,925	0,939	0,972
<i>Ase1</i>	0,977	0,021	-0,011	0,023	0,000	0,000	0,954	0,955	0,955
<i>Ase2</i>	0,981	-0,029	-0,07	0,024	0,000	0,003	0,963	0,964	0,969
<i>Ase3</i>	0,978	0,053	-0,04	0,023	0,001	0,001	0,957	0,960	0,962
<i>Ase4</i>	0,979	-0,001	-0,019	0,023	0,000	0,000	0,959	0,959	0,959
<i>Ase5</i>	0,962	-0,044	-0,09	0,023	0,001	0,004	0,926	0,928	0,936
<i>At</i>	0,978	0,11	-0,116	0,023	0,004	0,007	0,956	0,968	0,981
<i>Le1</i>	0,96	0,148	-0,084	0,023	0,007	0,004	0,922	0,944	0,951
<i>Le2</i>	0,961	0,15	-0,015	0,023	0,007	0,000	0,924	0,946	0,946
<i>Le3</i>	0,963	0,131	-0,058	0,023	0,006	0,002	0,928	0,945	0,949
<i>Le4</i>	0,956	0,145	-0,102	0,022	0,007	0,006	0,915	0,936	0,946
<i>Le5</i>	0,954	0,167	-0,081	0,022	0,009	0,003	0,911	0,939	0,945
<i>lgcoca</i>	-0,826	-0,038	-0,426	0,017	0,000	0,097	0,682	0,683	0,864
<i>Li1</i>	0,401	-0,85	-0,021	0,004	0,232	0,000	0,161	0,883	0,883
<i>Li2</i>	0,952	-0,156	0,1	0,022	0,008	0,005	0,906	0,931	0,941
<i>Li3</i>	0,952	-0,153	0,103	0,022	0,008	0,006	0,906	0,930	0,940
<i>Li4</i>	0,532	-0,773	-0,134	0,007	0,192	0,010	0,283	0,881	0,899
<i>Li5</i>	-0,327	-0,886	-0,088	0,003	0,252	0,004	0,107	0,893	0,900

Tabla 7.4.1. Continuación.

Variables	Coordenadas			Contribución a la varianza			Comunalidades		
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 1	Factor 2	Factor 3
<i>L1</i>	0,973	0,15	-0,047	0,023	0,007	0,001	0,947	0,969	0,971
<i>L2</i>	0,98	0,142	0,017	0,023	0,006	0,000	0,960	0,980	0,980
<i>L3</i>	0,986	0,111	0,048	0,024	0,004	0,001	0,972	0,985	0,987
<i>L4</i>	0,982	0,157	0,022	0,024	0,008	0,000	0,964	0,988	0,989
<i>L5</i>	0,971	0,16	-0,046	0,023	0,008	0,001	0,942	0,968	0,970
<i>L1</i>	0,876	-0,385	0,095	0,019	0,048	0,005	0,768	0,916	0,925
<i>L2</i>	0,946	-0,226	0,173	0,022	0,016	0,016	0,895	0,946	0,976
<i>L3</i>	0,957	-0,182	0,17	0,022	0,011	0,015	0,916	0,949	0,978
<i>L4</i>	0,951	-0,218	0,154	0,022	0,015	0,013	0,905	0,953	0,976
<i>L5</i>	0,92	-0,32	0,071	0,021	0,033	0,003	0,846	0,948	0,953
<i>L6</i>	0,973	0,055	0,1	0,023	0,001	0,005	0,947	0,950	0,959
<i>Lx1</i>	0,959	-0,05	0,048	0,022	0,001	0,001	0,919	0,922	0,924
<i>Lx2</i>	0,964	-0,041	-0,053	0,023	0,001	0,001	0,930	0,932	0,934
<i>Lx3</i>	0,826	-0,145	-0,287	0,017	0,007	0,044	0,683	0,704	0,786
<i>Lx4</i>	0,845	-0,053	-0,15	0,017	0,001	0,012	0,715	0,718	0,740
<i>Lx5</i>	0,947	0,105	0,128	0,022	0,004	0,009	0,898	0,909	0,925
<i>Lx1</i>	0,951	-0,039	0,245	0,022	0,000	0,032	0,905	0,906	0,966
<i>Lx2</i>	0,953	-0,053	0,231	0,022	0,001	0,028	0,909	0,911	0,965
<i>Lx3</i>	0,955	-0,04	0,254	0,022	0,001	0,034	0,911	0,913	0,977
<i>Lx4</i>	0,944	-0,045	0,282	0,022	0,001	0,042	0,892	0,894	0,973
<i>Lx5</i>	0,952	-0,065	0,253	0,022	0,001	0,034	0,906	0,910	0,974
<i>medcord</i>	0,956	0,223	0,077	0,022	0,016	0,003	0,914	0,964	0,969
<i>medLre</i>	0,8	-0,139	-0,455	0,016	0,006	0,110	0,641	0,660	0,867
<i>propgine</i>	0,39	-0,196	-0,759	0,004	0,012	0,307	0,152	0,191	0,768
<i>tubo</i>	0,817	0,366	-0,33	0,016	0,043	0,058	0,667	0,801	0,910

Tabla 7.4.2. Matriz de correlación de las variables empleadas en el ACP sobre los caracteres florales de *E. decaisnei*, *E. callithyrsum*, *E. onosmifolium* y *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.).

	<i>Ab2</i>	<i>Ase1</i>	<i>Ase2</i>	<i>Ase3</i>	<i>Ase4</i>	<i>Ase5</i>	<i>Lx1</i>	<i>Lx2</i>	<i>Lx3</i>	<i>Lx4</i>	<i>Lx5</i>	<i>Lx1</i>	<i>Lx2</i>	<i>Lx3</i>	<i>Lx4</i>	<i>Lx5</i>	<i>Ab</i>	<i>At</i>	<i>Al1</i>	<i>Al2</i>	<i>Al3</i>	<i>Al4</i>	<i>Al5</i>
<i>Ab2</i>	1,000	0,961	0,964	0,970	0,984	0,967	0,951	0,947	0,943	0,939	0,943	0,938	0,951	0,799	0,848	0,877	0,982	0,914	0,905	0,906	0,916	0,894	0,892
<i>Ase1</i>	0,961	1,000	0,981	0,982	0,985	0,968	0,942	0,938	0,937	0,931	0,935	0,940	0,956	0,819	0,821	0,935	0,941	0,949	0,946	0,940	0,952	0,934	0,933
<i>Ase2</i>	0,964	0,981	1,000	0,986	0,990	0,989	0,928	0,934	0,932	0,917	0,925	0,939	0,971	0,862	0,887	0,901	0,944	0,950	0,952	0,945	0,955	0,936	0,937
<i>Ase3</i>	0,970	0,982	0,986	1,000	0,990	0,977	0,932	0,935	0,937	0,922	0,926	0,940	0,960	0,846	0,870	0,921	0,955	0,954	0,948	0,942	0,959	0,937	0,939
<i>Ase4</i>	0,984	0,985	0,990	0,990	1,000	0,984	0,940	0,938	0,938	0,927	0,932	0,945	0,965	0,830	0,861	0,909	0,967	0,952	0,948	0,946	0,955	0,936	0,937
<i>Ase5</i>	0,967	0,968	0,989	0,977	0,984	1,000	0,909	0,915	0,913	0,895	0,907	0,919	0,974	0,851	0,895	0,862	0,945	0,935	0,932	0,931	0,940	0,924	0,919
<i>Lx1</i>	0,951	0,942	0,928	0,932	0,940	0,909	1,000	0,996	0,992	0,997	0,997	0,948	0,914	0,756	0,786	0,925	0,942	0,882	0,871	0,865	0,883	0,844	0,852
<i>Lx2</i>	0,947	0,938	0,934	0,935	0,938	0,915	0,996	1,000	0,996	0,996	0,997	0,948	0,925	0,782	0,815	0,923	0,938	0,881	0,870	0,862	0,882	0,839	0,848
<i>Lx3</i>	0,943	0,937	0,932	0,937	0,938	0,913	0,992	0,996	1,000	0,993	0,994	0,937	0,928	0,761	0,805	0,928	0,936	0,885	0,872	0,864	0,888	0,841	0,849
<i>Lx4</i>	0,939	0,931	0,917	0,922	0,927	0,895	0,997	0,996	0,993	1,000	0,998	0,943	0,905	0,747	0,780	0,930	0,931	0,871	0,860	0,851	0,872	0,827	0,837
<i>Lx5</i>	0,943	0,935	0,925	0,926	0,932	0,907	0,997	0,997	0,994	0,998	1,000	0,943	0,919	0,753	0,788	0,926	0,937	0,881	0,869	0,862	0,882	0,841	0,848
<i>Lx1</i>	0,938	0,940	0,939	0,940	0,945	0,919	0,948	0,948	0,937	0,943	0,943	1,000	0,929	0,866	0,862	0,936	0,919	0,919	0,909	0,902	0,908	0,890	0,890
<i>Lx2</i>	0,951	0,956	0,971	0,960	0,965	0,974	0,914	0,925	0,928	0,905	0,919	0,929	1,000	0,842	0,889	0,886	0,935	0,935	0,925	0,921	0,933	0,909	0,907
<i>Lx3</i>	0,799	0,819	0,862	0,846	0,830	0,851	0,756	0,782	0,761	0,747	0,753	0,866	0,842	1,000	0,895	0,758	0,779	0,801	0,802	0,794	0,790	0,797	0,786
<i>Lx4</i>	0,848	0,821	0,887	0,870	0,861	0,895	0,786	0,815	0,805	0,780	0,788	0,862	0,889	0,895	1,000	0,728	0,809	0,810	0,795	0,809	0,817	0,795	0,792
<i>Lx5</i>	0,877	0,935	0,901	0,921	0,909	0,862	0,925	0,923	0,928	0,930	0,926	0,936	0,886	0,758	0,728	1,000	0,879	0,923	0,913	0,892	0,911	0,879	0,894
<i>Ab</i>	0,982	0,941	0,944	0,955	0,967	0,945	0,942	0,938	0,936	0,931	0,937	0,919	0,935	0,779	0,809	0,879	1,000	0,924	0,910	0,921	0,924	0,908	0,903
<i>At</i>	0,914	0,949	0,950	0,954	0,952	0,935	0,882	0,881	0,885	0,871	0,881	0,919	0,935	0,801	0,810	0,923	0,924	1,000	0,993	0,992	0,994	0,989	0,991
<i>Al1</i>	0,905	0,946	0,952	0,948	0,948	0,932	0,871	0,870	0,872	0,860	0,869	0,909	0,925	0,802	0,795	0,913	0,910	0,993	1,000	0,989	0,989	0,986	0,991
<i>Al2</i>	0,906	0,940	0,945	0,942	0,946	0,931	0,865	0,862	0,864	0,851	0,862	0,902	0,921	0,794	0,809	0,892	0,921	0,992	0,989	1,000	0,993	0,995	0,991
<i>Al3</i>	0,916	0,952	0,955	0,959	0,955	0,940	0,883	0,882	0,888	0,872	0,882	0,908	0,933	0,790	0,817	0,911	0,924	0,994	0,989	0,993	1,000	0,989	0,991
<i>Al4</i>	0,894	0,934	0,936	0,937	0,936	0,924	0,844	0,839	0,841	0,827	0,841	0,890	0,909	0,797	0,795	0,879	0,908	0,989	0,986	0,995	0,989	1,000	0,991
<i>Al5</i>	0,892	0,933	0,937	0,939	0,937	0,919	0,852	0,848	0,849	0,837	0,848	0,890	0,907	0,786	0,792	0,894	0,903	0,991	0,991	0,991	0,991	0,991	1,000

Tabla 7.4.2. Continuación.

	<i>L1</i>	<i>L2</i>	<i>L3</i>	<i>L4</i>	<i>L5</i>	<i>L1</i>	<i>L2</i>	<i>L3</i>	<i>L4</i>	<i>L5</i>	<i>Li1</i>	<i>Li2</i>	<i>Li3</i>	<i>Li4</i>	<i>Li5</i>	<i>Le1</i>	<i>Le2</i>	<i>Le3</i>	<i>Le4</i>	<i>Le5</i>	<i>Lie</i>	<i>tubo</i>	<i>medLre</i>	<i>propgine</i>	<i>lgcoca</i>	<i>medcord</i>
<i>Ab2</i>	0,904	0,916	0,934	0,921	0,903	0,835	0,897	0,909	0,893	0,867	0,377	0,902	0,896	0,470	-0,286	0,871	0,874	0,891	0,873	0,858	0,896	0,703	0,751	0,373	-0,827	0,907
<i>Ase1</i>	0,947	0,954	0,960	0,953	0,942	0,841	0,909	0,922	0,912	0,879	0,362	0,906	0,909	0,481	-0,339	0,923	0,923	0,925	0,922	0,912	0,939	0,783	0,802	0,416	-0,818	0,938
<i>Ase2</i>	0,947	0,950	0,957	0,951	0,946	0,852	0,908	0,920	0,913	0,890	0,396	0,921	0,920	0,539	-0,289	0,930	0,923	0,933	0,925	0,918	0,935	0,781	0,830	0,460	-0,801	0,922
<i>Ase3</i>	0,948	0,953	0,962	0,959	0,948	0,819	0,895	0,914	0,899	0,859	0,320	0,912	0,908	0,472	-0,381	0,925	0,918	0,929	0,922	0,920	0,934	0,794	0,811	0,433	-0,815	0,943
<i>Ase4</i>	0,946	0,950	0,958	0,951	0,944	0,845	0,908	0,920	0,908	0,884	0,379	0,917	0,915	0,497	-0,308	0,921	0,917	0,929	0,921	0,910	0,931	0,776	0,789	0,409	-0,805	0,931
<i>Ase5</i>	0,918	0,922	0,931	0,923	0,917	0,840	0,888	0,899	0,890	0,875	0,396	0,901	0,900	0,536	-0,275	0,900	0,891	0,908	0,896	0,889	0,899	0,762	0,819	0,471	-0,774	0,892
<i>Lq1</i>	0,893	0,918	0,939	0,925	0,896	0,874	0,946	0,955	0,944	0,891	0,370	0,918	0,917	0,466	-0,312	0,855	0,880	0,874	0,850	0,847	0,930	0,638	0,704	0,267	-0,932	0,925
<i>Lq2</i>	0,893	0,919	0,942	0,926	0,896	0,870	0,946	0,957	0,946	0,888	0,373	0,928	0,926	0,488	-0,306	0,855	0,876	0,871	0,845	0,847	0,929	0,636	0,718	0,283	-0,936	0,926
<i>Lq3</i>	0,898	0,926	0,947	0,931	0,898	0,863	0,951	0,965	0,952	0,887	0,372	0,939	0,939	0,487	-0,317	0,863	0,884	0,878	0,853	0,856	0,940	0,644	0,696	0,247	-0,939	0,927
<i>Lq4</i>	0,885	0,913	0,937	0,922	0,889	0,868	0,947	0,957	0,946	0,885	0,374	0,923	0,921	0,475	-0,312	0,847	0,871	0,863	0,839	0,842	0,929	0,623	0,680	0,229	-0,939	0,922
<i>Lq5</i>	0,890	0,918	0,940	0,924	0,892	0,879	0,954	0,964	0,954	0,899	0,396	0,931	0,931	0,498	-0,294	0,855	0,880	0,874	0,848	0,849	0,934	0,634	0,704	0,260	-0,936	0,919
<i>Lx1</i>	0,918	0,919	0,938	0,930	0,919	0,866	0,919	0,926	0,920	0,886	0,399	0,893	0,891	0,526	-0,281	0,881	0,889	0,893	0,878	0,876	0,903	0,727	0,763	0,376	-0,828	0,936
<i>Lx2</i>	0,923	0,935	0,944	0,927	0,914	0,818	0,902	0,920	0,909	0,867	0,399	0,931	0,933	0,526	-0,283	0,898	0,897	0,908	0,891	0,886	0,911	0,761	0,820	0,458	-0,797	0,905
<i>Lx3</i>	0,771	0,756	0,776	0,769	0,768	0,746	0,745	0,751	0,754	0,751	0,351	0,750	0,742	0,586	-0,151	0,741	0,714	0,729	0,725	0,734	0,713	0,655	0,845	0,625	-0,625	0,769
<i>Lx4</i>	0,796	0,797	0,812	0,804	0,799	0,725	0,761	0,774	0,769	0,748	0,332	0,783	0,774	0,488	-0,276	0,762	0,748	0,769	0,748	0,761	0,751	0,658	0,756	0,479	-0,693	0,779
<i>Lx5</i>	0,947	0,948	0,955	0,953	0,944	0,794	0,900	0,917	0,908	0,840	0,282	0,903	0,905	0,436	-0,418	0,917	0,923	0,906	0,906	0,918	0,947	0,780	0,697	0,262	-0,833	0,968
<i>Ab</i>	0,908	0,925	0,938	0,925	0,903	0,810	0,881	0,898	0,881	0,856	0,340	0,905	0,899	0,458	-0,301	0,881	0,882	0,897	0,882	0,869	0,898	0,730	0,736	0,350	-0,827	0,913
<i>As</i>	0,978	0,976	0,972	0,978	0,973	0,815	0,887	0,899	0,893	0,874	0,325	0,904	0,905	0,463	-0,390	0,981	0,972	0,977	0,980	0,977	0,948	0,912	0,784	0,401	-0,726	0,949
<i>Al1</i>	0,975	0,969	0,965	0,971	0,972	0,827	0,887	0,896	0,894	0,883	0,358	0,908	0,908	0,501	-0,348	0,984	0,970	0,976	0,982	0,978	0,950	0,904	0,805	0,430	-0,704	0,933
<i>Al2</i>	0,967	0,967	0,959	0,964	0,959	0,815	0,872	0,882	0,878	0,877	0,355	0,890	0,892	0,483	-0,349	0,975	0,963	0,970	0,977	0,969	0,934	0,909	0,778	0,406	-0,703	0,921
<i>Al3</i>	0,977	0,978	0,973	0,978	0,972	0,815	0,889	0,902	0,896	0,874	0,338	0,907	0,909	0,468	-0,389	0,979	0,969	0,975	0,980	0,975	0,953	0,901	0,789	0,407	-0,739	0,936
<i>Al4</i>	0,957	0,952	0,943	0,952	0,947	0,805	0,855	0,863	0,860	0,865	0,344	0,867	0,868	0,477	-0,356	0,966	0,952	0,963	0,972	0,963	0,920	0,920	0,794	0,440	-0,677	0,910
<i>Al5</i>	0,972	0,964	0,953	0,964	0,970	0,800	0,861	0,870	0,867	0,858	0,324	0,880	0,879	0,452	-0,388	0,976	0,962	0,969	0,979	0,974	0,935	0,923	0,804	0,446	-0,684	0,922

Tabla 7.4.2. Continuación.

	<i>Ab2</i>	<i>Ase1</i>	<i>Ase2</i>	<i>Ase3</i>	<i>Ase4</i>	<i>Ase5</i>	<i>Lx1</i>	<i>Lx2</i>	<i>Lx3</i>	<i>Lx4</i>	<i>Lx5</i>	<i>Lx1</i>	<i>Lx2</i>	<i>Lx3</i>	<i>Lx4</i>	<i>Lx5</i>	<i>Ab</i>	<i>At</i>	<i>Al1</i>	<i>Al2</i>	<i>Al3</i>	<i>Al4</i>	<i>Al5</i>
<i>Li1</i>	0,904	0,947	0,947	0,948	0,946	0,918	0,893	0,893	0,898	0,885	0,890	0,918	0,923	0,771	0,796	0,947	0,908	0,978	0,975	0,967	0,977	0,957	0,972
<i>Li2</i>	0,916	0,954	0,950	0,953	0,950	0,922	0,918	0,919	0,926	0,913	0,918	0,919	0,935	0,756	0,797	0,948	0,925	0,976	0,969	0,967	0,978	0,952	0,964
<i>Li3</i>	0,934	0,960	0,957	0,962	0,958	0,931	0,939	0,942	0,947	0,937	0,940	0,938	0,944	0,776	0,812	0,955	0,938	0,972	0,965	0,959	0,973	0,943	0,953
<i>Li4</i>	0,921	0,953	0,951	0,959	0,951	0,923	0,925	0,926	0,931	0,922	0,924	0,930	0,927	0,769	0,804	0,953	0,925	0,978	0,971	0,964	0,978	0,952	0,964
<i>Li5</i>	0,903	0,942	0,946	0,948	0,944	0,917	0,896	0,896	0,898	0,889	0,892	0,919	0,914	0,768	0,799	0,944	0,903	0,973	0,972	0,959	0,972	0,947	0,970
<i>Li1</i>	0,835	0,841	0,852	0,819	0,845	0,840	0,874	0,870	0,863	0,868	0,879	0,866	0,818	0,746	0,725	0,794	0,810	0,815	0,827	0,815	0,815	0,805	0,800
<i>Li2</i>	0,897	0,909	0,908	0,895	0,908	0,888	0,946	0,946	0,951	0,947	0,954	0,919	0,902	0,745	0,761	0,900	0,881	0,887	0,887	0,872	0,889	0,855	0,861
<i>Li3</i>	0,909	0,922	0,920	0,914	0,920	0,899	0,955	0,957	0,965	0,957	0,964	0,926	0,920	0,751	0,774	0,917	0,898	0,899	0,896	0,882	0,902	0,863	0,870
<i>Li4</i>	0,893	0,912	0,913	0,899	0,908	0,890	0,944	0,946	0,952	0,946	0,954	0,920	0,909	0,754	0,769	0,908	0,881	0,893	0,894	0,878	0,896	0,860	0,867
<i>Li5</i>	0,867	0,879	0,890	0,859	0,884	0,875	0,891	0,888	0,887	0,885	0,899	0,886	0,867	0,751	0,748	0,840	0,856	0,874	0,883	0,877	0,874	0,865	0,858
<i>Li1</i>	0,377	0,362	0,396	0,320	0,379	0,396	0,370	0,373	0,372	0,374	0,396	0,399	0,399	0,351	0,332	0,282	0,340	0,325	0,358	0,355	0,338	0,344	0,324
<i>Li2</i>	0,902	0,906	0,921	0,912	0,917	0,901	0,918	0,928	0,939	0,923	0,931	0,893	0,931	0,750	0,783	0,903	0,905	0,904	0,908	0,890	0,907	0,867	0,880
<i>Li3</i>	0,896	0,909	0,920	0,908	0,915	0,900	0,917	0,926	0,939	0,921	0,931	0,891	0,933	0,742	0,774	0,905	0,899	0,905	0,908	0,892	0,909	0,868	0,879
<i>Li4</i>	0,470	0,481	0,539	0,472	0,497	0,536	0,466	0,488	0,487	0,475	0,498	0,526	0,526	0,586	0,488	0,436	0,458	0,463	0,501	0,483	0,468	0,477	0,452
<i>Li5</i>	-0,286	-0,339	-0,289	-0,381	-0,308	-0,275	-0,312	-0,306	-0,317	-0,312	-0,294	-0,281	-0,283	-0,151	-0,276	-0,418	-0,301	-0,390	-0,348	-0,349	-0,389	-0,356	-0,388
<i>Le1</i>	0,871	0,923	0,930	0,925	0,921	0,900	0,855	0,855	0,863	0,847	0,855	0,881	0,898	0,741	0,762	0,917	0,881	0,981	0,984	0,975	0,979	0,966	0,976
<i>Le2</i>	0,874	0,923	0,923	0,918	0,917	0,891	0,880	0,876	0,884	0,871	0,880	0,889	0,897	0,714	0,748	0,923	0,882	0,972	0,970	0,963	0,969	0,952	0,962
<i>Le3</i>	0,891	0,925	0,933	0,929	0,929	0,908	0,874	0,871	0,878	0,863	0,874	0,893	0,908	0,729	0,769	0,906	0,897	0,977	0,976	0,970	0,975	0,963	0,969
<i>Le4</i>	0,873	0,922	0,925	0,922	0,921	0,896	0,850	0,845	0,853	0,839	0,848	0,878	0,891	0,725	0,748	0,906	0,882	0,980	0,982	0,977	0,980	0,972	0,979
<i>Le5</i>	0,858	0,912	0,918	0,920	0,910	0,889	0,847	0,847	0,856	0,842	0,849	0,876	0,886	0,734	0,761	0,918	0,869	0,977	0,978	0,969	0,975	0,963	0,974
<i>Lte</i>	0,896	0,939	0,935	0,934	0,931	0,899	0,930	0,929	0,940	0,929	0,934	0,903	0,911	0,713	0,751	0,947	0,898	0,948	0,950	0,934	0,953	0,920	0,935
<i>tubo</i>	0,703	0,783	0,781	0,794	0,776	0,762	0,638	0,636	0,644	0,623	0,634	0,727	0,761	0,655	0,658	0,780	0,730	0,912	0,904	0,909	0,901	0,920	0,923
<i>medLre</i>	0,751	0,802	0,830	0,811	0,789	0,819	0,704	0,718	0,696	0,680	0,704	0,763	0,820	0,845	0,756	0,697	0,736	0,784	0,805	0,778	0,789	0,794	0,804
<i>propgine</i>	0,373	0,416	0,460	0,433	0,409	0,471	0,267	0,283	0,247	0,229	0,260	0,376	0,458	0,625	0,479	0,262	0,350	0,401	0,430	0,406	0,407	0,440	0,446
<i>lgroca</i>	-0,827	-0,818	-0,801	-0,815	-0,805	-0,774	-0,932	-0,936	-0,939	-0,939	-0,936	-0,828	-0,797	-0,625	-0,693	-0,833	-0,827	-0,726	-0,704	-0,703	-0,739	-0,677	-0,684
<i>medcord</i>	0,907	0,938	0,922	0,943	0,931	0,892	0,925	0,926	0,927	0,922	0,919	0,936	0,905	0,769	0,779	0,968	0,913	0,949	0,933	0,921	0,936	0,910	0,922

Tabla 7.4.2. Continuación.

	<i>L11</i>	<i>L12</i>	<i>L13</i>	<i>L14</i>	<i>L15</i>	<i>L11</i>	<i>L12</i>	<i>L13</i>	<i>L14</i>	<i>L15</i>	<i>Li1</i>	<i>Li2</i>	<i>Li3</i>	<i>Li4</i>	<i>Li5</i>	<i>Le1</i>	<i>Le2</i>	<i>Le3</i>	<i>Le4</i>	<i>Le5</i>	<i>Lte</i>	<i>tubo</i>	<i>medLre</i>	<i>proppine</i>	<i>lgoca</i>	<i>medcord</i>
<i>L11</i>	0,778	0,790	0,809	0,801	0,782	1,000	0,957	0,933	0,949	0,984	0,678	0,873	0,870	0,751	0,024	0,788	0,802	0,804	0,786	0,782	0,845	0,562	0,695	0,325	-0,722	0,747
<i>L12</i>	0,877	0,898	0,915	0,899	0,877	0,957	1,000	0,996	0,998	0,972	0,576	0,959	0,959	0,652	-0,142	0,867	0,882	0,876	0,859	0,860	0,936	0,645	0,715	0,285	-0,828	0,862
<i>L13</i>	0,892	0,916	0,933	0,916	0,892	0,933	0,996	1,000	0,997	0,956	0,536	0,970	0,970	0,626	-0,189	0,879	0,895	0,890	0,872	0,873	0,948	0,663	0,730	0,296	-0,849	0,884
<i>L14</i>	0,886	0,906	0,922	0,906	0,884	0,949	0,998	0,997	1,000	0,970	0,570	0,967	0,968	0,658	-0,151	0,877	0,891	0,885	0,868	0,870	0,943	0,659	0,731	0,301	-0,832	0,869
<i>L15</i>	0,846	0,856	0,866	0,854	0,839	0,984	0,972	0,956	0,970	1,000	0,664	0,926	0,925	0,740	-0,025	0,855	0,862	0,861	0,852	0,847	0,897	0,649	0,712	0,316	-0,734	0,801
<i>Li1</i>	0,292	0,297	0,312	0,276	0,273	0,678	0,576	0,536	0,570	0,664	1,000	0,519	0,522	0,885	0,653	0,305	0,303	0,320	0,319	0,291	0,372	0,095	0,383	0,239	-0,222	0,179
<i>Li2</i>	0,907	0,925	0,935	0,913	0,900	0,873	0,959	0,970	0,967	0,926	0,519	1,000	0,997	0,627	-0,188	0,895	0,892	0,889	0,882	0,888	0,942	0,694	0,742	0,324	-0,806	0,879
<i>Li3</i>	0,911	0,929	0,938	0,914	0,899	0,870	0,959	0,970	0,968	0,925	0,522	0,997	1,000	0,624	-0,185	0,898	0,895	0,890	0,886	0,888	0,942	0,701	0,737	0,320	-0,809	0,881
<i>Li4</i>	0,421	0,418	0,437	0,409	0,409	0,751	0,652	0,626	0,658	0,740	0,885	0,627	0,624	1,000	0,523	0,447	0,424	0,445	0,442	0,439	0,484	0,245	0,545	0,379	-0,325	0,330
<i>Li5</i>	-0,417	-0,427	-0,410	-0,454	-0,439	0,024	-0,142	-0,189	-0,151	-0,025	0,653	-0,188	-0,185	0,523	1,000	-0,407	-0,420	-0,399	-0,399	-0,438	-0,372	-0,527	-0,155	0,043	0,383	-0,506
<i>Le1</i>	0,981	0,975	0,966	0,975	0,975	0,788	0,867	0,879	0,877	0,855	0,305	0,895	0,898	0,447	-0,407	1,000	0,992	0,990	0,997	0,996	0,961	0,918	0,736	0,330	-0,713	0,939
<i>Le2</i>	0,973	0,972	0,966	0,975	0,970	0,802	0,882	0,895	0,891	0,862	0,303	0,892	0,895	0,424	-0,420	0,992	1,000	0,995	0,991	0,989	0,973	0,892	0,721	0,297	-0,756	0,942
<i>Le3</i>	0,969	0,967	0,963	0,973	0,968	0,804	0,876	0,890	0,885	0,861	0,320	0,889	0,890	0,445	-0,399	0,990	0,995	1,000	0,993	0,986	0,965	0,896	0,742	0,334	-0,743	0,935
<i>Le4</i>	0,976	0,969	0,960	0,970	0,971	0,786	0,859	0,872	0,868	0,852	0,319	0,882	0,886	0,442	-0,399	0,997	0,991	0,993	1,000	0,993	0,957	0,920	0,743	0,346	-0,704	0,930
<i>Le5</i>	0,974	0,967	0,958	0,972	0,973	0,782	0,860	0,873	0,870	0,847	0,291	0,888	0,888	0,439	-0,438	0,996	0,989	0,986	0,993	1,000	0,961	0,922	0,730	0,320	-0,711	0,935
<i>Lte</i>	0,963	0,974	0,973	0,974	0,964	0,845	0,936	0,948	0,943	0,897	0,372	0,942	0,942	0,484	-0,372	0,961	0,973	0,965	0,957	0,961	1,000	0,805	0,727	0,272	-0,835	0,942
<i>tubo</i>	0,886	0,866	0,837	0,864	0,877	0,562	0,645	0,663	0,659	0,649	0,095	0,694	0,701	0,245	-0,527	0,918	0,892	0,896	0,920	0,922	0,805	1,000	0,672	0,379	-0,474	0,835
<i>medLre</i>	0,754	0,743	0,747	0,746	0,764	0,695	0,715	0,730	0,731	0,712	0,383	0,742	0,737	0,545	-0,155	0,736	0,721	0,742	0,743	0,730	0,727	0,672	1,000	0,850	-0,561	0,707
<i>proppine</i>	0,351	0,318	0,317	0,319	0,365	0,325	0,285	0,296	0,301	0,316	0,239	0,324	0,320	0,379	0,043	0,330	0,297	0,334	0,346	0,320	0,272	0,379	0,850	1,000	-0,126	0,283
<i>lgoca</i>	-0,764	-0,804	-0,832	-0,816	-0,768	-0,722	-0,828	-0,849	-0,832	-0,734	-0,222	-0,806	-0,809	-0,325	0,383	-0,713	-0,756	-0,743	-0,704	-0,711	-0,835	-0,474	-0,561	-0,126	1,000	-0,832
<i>medcord</i>	0,967	0,972	0,977	0,979	0,964	0,747	0,862	0,884	0,869	0,801	0,179	0,879	0,881	0,330	-0,506	0,939	0,942	0,935	0,930	0,935	0,942	0,835	0,707	0,283	-0,832	1,000

Tabla 7.4.5. Estudio biométrico de la flor hermafrodita. Estadísticos descriptivos de las variables analizadas por táxones. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.). N= tamaño muestral. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsun*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Variables	ED			EC			EO			EOS		
	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango
<i>Ab</i>	211	5,61 ± 0,07	[3,44 - 8,68]	137	3,84 ± 0,04	[2,75 - 5,30]	112	3,62 ± 0,05	[2,44 - 5,05]	45	3,11 ± 0,08	[2,08 - 4,27]
<i>Ab2</i>	210	6,43 ± 0,09	[3,93 - 9,41]	137	3,77 ± 0,05	[2,94 - 5,10]	112	3,67 ± 0,05	[2,90 - 4,89]	45	3,21 ± 0,07	[2,43 - 4,53]
<i>Al1</i>	211	4,17 ± 0,04	[2,52 - 6,10]	137	3,00 ± 0,03	[2,13 - 4,13]	112	2,10 ± 0,03	[1,33 - 3,17]	45	2,00 ± 0,04	[1,54 - 2,69]
<i>Al2</i>	211	4,82 ± 0,05	[2,75 - 6,52]	137	3,58 ± 0,05	[2,04 - 4,92]	112	2,47 ± 0,04	[1,60 - 3,61]	45	2,16 ± 0,05	[1,36 - 2,99]
<i>Al3</i>	211	5,26 ± 0,05	[3,44 - 6,99]	137	3,61 ± 0,04	[2,14 - 4,95]	112	2,55 ± 0,04	[1,36 - 3,43]	45	2,28 ± 0,06	[1,44 - 3,23]
<i>Al4</i>	211	4,77 ± 0,05	[3,10 - 6,89]	137	3,59 ± 0,05	[2,42 - 5,11]	112	2,36 ± 0,04	[1,54 - 3,42]	45	2,07 ± 0,04	[1,61 - 2,53]
<i>Al5</i>	211	4,25 ± 0,04	[2,61 - 5,71]	137	3,15 ± 0,04	[1,92 - 4,15]	112	2,13 ± 0,04	[1,21 - 3,14]	45	2,02 ± 0,05	[1,41 - 2,95]
<i>Ase1</i>	210	2,51 ± 0,06	[1,03 - 5,16]	137	1,32 ± 0,03	[0,67 - 2,40]	112	1,03 ± 0,03	[0,46 - 1,77]	45	0,80 ± 0,03	[0,45 - 1,38]
<i>Ase2</i>	211	2,17 ± 0,04	[0,96 - 3,39]	137	1,14 ± 0,02	[0,56 - 2,20]	112	0,89 ± 0,02	[0,38 - 1,51]	45	0,67 ± 0,03	[0,42 - 1,22]
<i>Ase3</i>	210	1,72 ± 0,03	[0,84 - 2,95]	132	0,73 ± 0,02	[0,39 - 1,34]	112	0,56 ± 0,01	[0,30 - 0,93]	45	0,46 ± 0,02	[0,27 - 0,81]
<i>Ase4</i>	210	2,25 ± 0,04	[0,96 - 4,12]	136	1,13 ± 0,02	[0,55 - 1,90]	112	0,88 ± 0,02	[0,48 - 1,62]	45	0,73 ± 0,03	[0,38 - 1,63]
<i>Ase5</i>	210	2,53 ± 0,07	[0,73 - 6,92]	137	1,34 ± 0,03	[0,67 - 2,81]	112	1,04 ± 0,02	[0,49 - 1,96]	45	0,84 ± 0,04	[0,48 - 1,40]
<i>At</i>	211	22,07 ± 0,18	[13,72 - 29,42]	137	15,50 ± 0,17	[11,03 - 23,11]	112	11,14 ± 0,13	[7,79 - 14,12]	45	10,79 ± 0,16	[8,92 - 13,55]
<i>Le1</i>	211	14,92 ± 0,10	[10,72 - 18,31]	137	11,40 ± 0,12	[7,21 - 14,73]	112	8,70 ± 0,10	[6,37 - 11,21]	45	8,59 ± 0,14	[6,61 - 10,65]
<i>Le2</i>	211	15,48 ± 0,11	[11,34 - 20,53]	137	11,72 ± 0,12	[7,52 - 15,59]	112	9,66 ± 0,11	[6,69 - 12,16]	45	9,21 ± 0,14	[7,14 - 11,43]
<i>Le3</i>	211	15,37 ± 0,11	[11,15 - 20,66]	137	11,71 ± 0,12	[7,26 - 14,95]	112	9,54 ± 0,12	[5,96 - 12,34]	45	9,06 ± 0,15	[6,97 - 11,37]
<i>Le4</i>	211	14,91 ± 0,10	[10,51 - 19,60]	137	11,55 ± 0,12	[7,15 - 14,82]	111	8,75 ± 0,11	[5,18 - 11,20]	45	8,52 ± 0,16	[6,50 - 11,78]
<i>Le5</i>	208	14,58 ± 0,10	[9,34 - 18,50]	137	10,49 ± 0,13	[6,51 - 13,72]	112	7,50 ± 0,11	[3,44 - 9,84]	45	7,20 ± 0,14	[5,40 - 10,75]
<i>lgroca</i>	210	1,48 ± 0,01	[1,02 - 1,97]	137	2,36 ± 0,03	[1,57 - 3,17]	112	1,94 ± 0,02	[1,54 - 2,60]	45	2,50 ± 0,06	[1,71 - 3,66]
<i>Li1</i>	211	3,82 ± 0,05	[1,57 - 6,90]	137	3,82 ± 0,04	[2,51 - 5,84]	112	3,84 ± 0,04	[2,81 - 4,98]	45	3,35 ± 0,07	[2,22 - 4,56]
<i>Li2</i>	211	5,72 ± 0,06	[2,98 - 8,43]	137	4,06 ± 0,05	[2,35 - 6,31]	112	3,96 ± 0,05	[2,90 - 5,39]	45	3,47 ± 0,08	[2,10 - 4,74]
<i>Li3</i>	211	5,86 ± 0,06	[3,38 - 8,33]	137	4,11 ± 0,05	[2,63 - 6,13]	112	3,98 ± 0,04	[2,95 - 5,23]	45	3,44 ± 0,08	[2,37 - 4,70]
<i>Li4</i>	211	3,90 ± 0,05	[2,05 - 6,90]	137	3,87 ± 0,05	[2,01 - 5,12]	112	3,78 ± 0,05	[2,82 - 5,03]	45	3,29 ± 0,08	[2,02 - 4,55]
<i>Li5</i>	210	2,65 ± 0,05	[1,03 - 5,09]	137	3,13 ± 0,04	[1,59 - 4,49]	112	3,20 ± 0,05	[1,04 - 4,61]	45	2,89 ± 0,08	[1,47 - 4,32]
<i>Ll1</i>	211	4,67 ± 0,05	[2,14 - 6,57]	137	2,87 ± 0,04	[1,78 - 3,97]	112	1,98 ± 0,03	[0,96 - 2,83]	45	2,03 ± 0,05	[1,40 - 2,70]
<i>Ll2</i>	211	3,82 ± 0,04	[2,13 - 5,61]	137	1,96 ± 0,04	[0,95 - 3,19]	112	1,40 ± 0,03	[0,76 - 2,17]	45	1,18 ± 0,04	[0,68 - 1,71]
<i>Ll3</i>	211	4,33 ± 0,05	[2,63 - 6,24]	137	1,94 ± 0,04	[0,63 - 3,18]	112	1,47 ± 0,03	[0,84 - 2,21]	45	1,15 ± 0,04	[0,69 - 1,79]
<i>Ll4</i>	211	3,85 ± 0,04	[2,41 - 5,85]	137	1,93 ± 0,04	[1,02 - 3,18]	112	1,44 ± 0,03	[0,83 - 2,30]	45	1,11 ± 0,04	[0,75 - 1,83]
<i>Ll5</i>	211	4,36 ± 0,05	[2,47 - 6,20]	137	2,64 ± 0,04	[1,63 - 3,51]	112	1,87 ± 0,03	[1,13 - 2,50]	45	1,92 ± 0,05	[1,17 - 2,68]
<i>Lre1</i>	204	1,37 ± 0,05	[0,38 - 4,75]	133	0,98 ± 0,04	[0,38 - 2,51]	110	0,73 ± 0,02	[0,27 - 1,77]	45	0,70 ± 0,05	[0,27 - 1,52]
<i>Lre2</i>	204	1,38 ± 0,05	[0,42 - 4,80]	132	1,00 ± 0,04	[0,44 - 2,50]	109	0,73 ± 0,02	[0,27 - 1,62]	45	0,71 ± 0,05	[0,25 - 1,52]
<i>Ls1</i>	211	10,04 ± 0,09	[6,17 - 12,76]	137	9,31 ± 0,07	[6,96 - 11,51]	112	9,10 ± 0,09	[5,84 - 11,20]	45	7,74 ± 0,12	[5,81 - 9,33]
<i>Ls2</i>	211	11,25 ± 0,09	[7,08 - 14,21]	137	9,43 ± 0,07	[6,72 - 11,96]	112	9,41 ± 0,09	[7,39 - 11,81]	45	8,04 ± 0,10	[6,49 - 9,54]
<i>Ls3</i>	211	11,68 ± 0,09	[6,90 - 15,45]	137	8,79 ± 0,06	[6,00 - 10,83]	112	8,94 ± 0,08	[6,80 - 10,94]	45	7,65 ± 0,09	[6,66 - 9,15]
<i>Ls4</i>	211	11,62 ± 0,09	[7,13 - 15,12]	137	8,73 ± 0,06	[5,91 - 10,49]	112	8,86 ± 0,08	[6,52 - 10,93]	45	7,65 ± 0,10	[6,33 - 9,26]
<i>Ls5</i>	211	11,07 ± 0,08	[7,45 - 14,04]	137	9,32 ± 0,07	[6,11 - 10,99]	112	9,17 ± 0,09	[6,18 - 11,22]	45	7,96 ± 0,10	[6,56 - 9,79]

Tabla 7.4.5. Continuación.

Variables	ED			EC			EO			EOS		
	N	Media \pm E.T. Rango		N	Media \pm E.T. Rango		N	Media \pm E.T. Rango		N	Media \pm E.T. Rango	
<i>L1</i>	211	4,67 \pm 0,05	[2,14 - 6,57]	137	2,87 \pm 0,04	[1,78 - 3,97]	112	1,98 \pm 0,03	[0,96 - 2,83]	45	2,03 \pm 0,05	[1,40 - 2,70]
<i>L2</i>	211	3,82 \pm 0,04	[2,13 - 5,61]	137	1,96 \pm 0,04	[0,95 - 3,19]	112	1,40 \pm 0,03	[0,76 - 2,17]	45	1,18 \pm 0,04	[0,68 - 1,71]
<i>L3</i>	211	4,33 \pm 0,05	[2,63 - 6,24]	137	1,94 \pm 0,04	[0,63 - 3,18]	112	1,47 \pm 0,03	[0,84 - 2,21]	45	1,15 \pm 0,04	[0,69 - 1,79]
<i>L4</i>	211	3,85 \pm 0,04	[2,41 - 5,85]	137	1,93 \pm 0,04	[1,02 - 3,18]	112	1,44 \pm 0,03	[0,83 - 2,30]	45	1,11 \pm 0,04	[0,75 - 1,83]
<i>L5</i>	211	4,36 \pm 0,05	[2,47 - 6,20]	137	2,64 \pm 0,04	[1,63 - 3,51]	112	1,87 \pm 0,03	[1,13 - 2,50]	45	1,92 \pm 0,05	[1,17 - 2,68]
<i>Lre1</i>	204	1,37 \pm 0,05	[0,38 - 4,75]	133	0,98 \pm 0,04	[0,38 - 2,51]	110	0,73 \pm 0,02	[0,27 - 1,77]	45	0,70 \pm 0,05	[0,27 - 1,52]
<i>Lre2</i>	204	1,38 \pm 0,05	[0,42 - 4,80]	132	1,00 \pm 0,04	[0,44 - 2,50]	109	0,73 \pm 0,02	[0,27 - 1,62]	45	0,71 \pm 0,05	[0,25 - 1,52]
<i>Li1</i>	211	10,04 \pm 0,09	[6,17 - 12,76]	137	9,31 \pm 0,07	[6,96 - 11,51]	112	9,10 \pm 0,09	[5,84 - 11,20]	45	7,74 \pm 0,12	[5,81 - 9,33]
<i>Li2</i>	211	11,25 \pm 0,09	[7,08 - 14,21]	137	9,43 \pm 0,07	[6,72 - 11,96]	112	9,41 \pm 0,09	[7,39 - 11,81]	45	8,04 \pm 0,10	[6,49 - 9,54]
<i>Li3</i>	211	11,68 \pm 0,09	[6,90 - 15,45]	137	8,79 \pm 0,06	[6,00 - 10,83]	112	8,94 \pm 0,08	[6,80 - 10,94]	45	7,65 \pm 0,09	[6,66 - 9,15]
<i>Li4</i>	211	11,62 \pm 0,09	[7,13 - 15,12]	137	8,73 \pm 0,06	[5,91 - 10,49]	112	8,86 \pm 0,08	[6,52 - 10,93]	45	7,65 \pm 0,10	[6,33 - 9,26]
<i>Li5</i>	211	11,07 \pm 0,08	[7,45 - 14,04]	137	9,32 \pm 0,07	[6,11 - 10,99]	112	9,17 \pm 0,09	[6,18 - 11,22]	45	7,96 \pm 0,10	[6,56 - 9,79]
<i>Li1</i>	211	10,49 \pm 0,09	[6,92 - 13,16]	137	9,36 \pm 0,07	[6,72 - 11,71]	112	9,27 \pm 0,09	[7,11 - 11,41]	45	7,84 \pm 0,10	[6,30 - 9,47]
<i>Li2</i>	211	11,32 \pm 0,09	[6,97 - 14,67]	137	8,98 \pm 0,07	[6,03 - 11,14]	112	9,11 \pm 0,08	[7,08 - 11,30]	45	7,79 \pm 0,10	[6,37 - 9,29]
<i>Li3</i>	211	11,36 \pm 0,09	[6,91 - 14,90]	137	8,63 \pm 0,06	[5,88 - 10,45]	112	8,84 \pm 0,08	[6,49 - 10,77]	45	7,57 \pm 0,10	[5,90 - 9,09]
<i>Li4</i>	211	11,21 \pm 0,09	[7,19 - 14,14]	137	8,90 \pm 0,07	[5,78 - 10,58]	112	9,00 \pm 0,08	[6,68 - 10,78]	45	7,73 \pm 0,10	[6,25 - 9,29]
<i>Li5</i>	211	10,66 \pm 0,08	[6,84 - 13,90]	137	9,42 \pm 0,07	[6,14 - 11,08]	112	9,09 \pm 0,09	[6,91 - 11,10]	45	7,82 \pm 0,10	[6,38 - 9,71]
<i>Li6</i>	208	21,68 \pm 0,15	[13,79 - 27,07]	136	15,39 \pm 0,14	[10,89 - 19,25]	112	14,34 \pm 0,17	[10,21 - 19,14]	45	12,27 \pm 0,21	[8,19 - 14,62]
<i>Lx1</i>	209	3,56 \pm 0,10	[0,34 - 7,74]	137	1,71 \pm 0,06	[0,18 - 5,48]	111	1,62 \pm 0,06	[0,29 - 3,47]	45	1,31 \pm 0,09	[0,16 - 2,79]
<i>Lx2</i>	210	4,20 \pm 0,17	[0,53 - 9,78]	137	1,62 \pm 0,07	[0,13 - 6,21]	112	1,30 \pm 0,07	[0,11 - 3,89]	45	1,22 \pm 0,08	[0,32 - 3,15]
<i>Lx3</i>	209	1,19 \pm 0,06	[0,12 - 6,60]	137	0,69 \pm 0,04	[0,10 - 2,93]	112	0,56 \pm 0,04	[0,10 - 2,45]	45	0,51 \pm 0,04	[0,15 - 1,41]
<i>Lx4</i>	208	1,31 \pm 0,08	[0,12 - 8,56]	137	0,67 \pm 0,04	[0,10 - 2,61]	112	0,61 \pm 0,04	[0,11 - 2,26]	45	0,56 \pm 0,06	[0,11 - 2,46]
<i>Lx5</i>	208	4,28 \pm 0,16	[0,17 - 10,47]	137	1,69 \pm 0,06	[0,19 - 4,76]	112	1,37 \pm 0,06	[0,11 - 3,04]	45	1,14 \pm 0,08	[0,19 - 2,39]
<i>Lx1</i>	209	7,74 \pm 0,10	[4,92 - 14,05]	137	4,10 \pm 0,06	[2,81 - 6,68]	112	4,84 \pm 0,07	[3,12 - 7,97]	45	3,28 \pm 0,10	[1,85 - 4,78]
<i>Lx2</i>	210	7,50 \pm 0,09	[4,66 - 11,64]	137	3,87 \pm 0,06	[2,69 - 6,30]	112	4,67 \pm 0,07	[3,23 - 6,70]	45	3,21 \pm 0,09	[1,85 - 4,38]
<i>Lx3</i>	210	7,32 \pm 0,08	[4,16 - 11,04]	132	3,59 \pm 0,05	[2,44 - 5,80]	112	4,41 \pm 0,06	[2,86 - 6,26]	45	2,97 \pm 0,09	[2,02 - 4,06]
<i>Lx4</i>	210	7,62 \pm 0,10	[3,48 - 13,14]	136	3,90 \pm 0,06	[2,62 - 6,83]	112	4,80 \pm 0,07	[3,38 - 7,22]	45	3,18 \pm 0,08	[2,14 - 4,61]
<i>Lx5</i>	210	7,68 \pm 0,09	[4,51 - 12,09]	137	4,11 \pm 0,07	[1,31 - 7,72]	112	4,89 \pm 0,07	[3,45 - 7,22]	45	3,26 \pm 0,09	[1,98 - 4,88]
<i>medLre</i>	204	1,37 \pm 0,05	[0,40 - 4,78]	133	0,99 \pm 0,04	[0,44 - 2,51]	110	0,73 \pm 0,02	[0,28 - 1,69]	45	0,70 \pm 0,04	[0,26 - 1,52]
<i>propgine</i>	204	6,37 \pm 0,23	[2,03 - 20,90]	133	6,47 \pm 0,24	[2,66 - 20,62]	110	5,12 \pm 0,16	[2,03 - 10,79]	45	5,72 \pm 0,35	[2,05 - 11,14]
<i>tubo</i>	211	1,50 \pm 0,01	[1,07 - 1,92]	137	1,29 \pm 0,02	[0,87 - 1,86]	112	0,83 \pm 0,01	[0,53 - 1,11]	45	1,00 \pm 0,02	[0,59 - 1,30]

Tabla 7.4.26. Estudio biométrico de las hojas. Estadísticos descriptivos de las variables analizadas por táxones. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.). N= tamaño muestral. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

VAR	TX	N	Media \pm E.T.	Rango
<i>LH</i>	ED	143	140,11 \pm 2,30	[70,82 - 223,96]
	EC	128	209,05 \pm 3,75	[107,12 - 316,45]
	EO	63	101,09 \pm 3,82	[44,61 - 180,35]
	EOS	58	149,73 \pm 3,29	[86,12 - 219,80]
<i>AH</i>	ED	143	16,89 \pm 0,38	[8,43 - 33,71]
	EC	128	46,10 \pm 1,08	[23,74 - 81,24]
	EO	63	11,87 \pm 0,72	[5,06 - 34,39]
	EOS	58	27,44 \pm 0,82	[14,16 - 43,16]
<i>linear</i>	ED	143	8,60 \pm 0,15	[5,43 - 14,14]
	EC	128	4,68 \pm 0,08	[2,74 - 8,00]
	EO	63	9,24 \pm 0,29	[5,11 - 15,69]
	EOS	58	5,69 \pm 0,18	[3,32 - 9,27]
<i>LPEC1</i>	ED	141	5,15 \pm 0,48	[0,00 - 21,26]
	EC	128	16,77 \pm 0,65	[0,00 - 45,14]
	EO	63	5,25 \pm 0,45	[0,00 - 16,54]
	EOS	54	12,11 \pm 0,69	[0,00 - 24,08]
<i>LPEC2</i>	ED	141	4,96 \pm 0,52	[0,00 - 32,72]
	EC	128	17,08 \pm 0,72	[0,00 - 46,68]
	EO	63	5,41 \pm 0,41	[0,00 - 17,20]
	EOS	55	12,08 \pm 0,82	[0,00 - 34,58]
<i>P1vsP2</i>	ED	143	3,26 \pm 0,41	[0,00 - 21,67]
	EC	128	3,61 \pm 0,26	[0,00 - 17,22]
	EO	63	1,35 \pm 0,21	[0,00 - 7,86]
	EOS	58	3,63 \pm 0,50	[0,00 - 15,30]
<i>Lspec</i>	ED	92	23,98 \pm 1,23	[8,48 - 60,23]
	EC	125	13,75 \pm 0,57	[5,79 - 47,11]
	EO	58	20,57 \pm 1,16	[9,72 - 46,45]
	EOS	54	13,96 \pm 0,71	[7,46 - 30,59]

Tabla 7.4.28. Estudio biométrico de la flor pistilada. Estadísticos descriptivos de las variables analizadas por táxones. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.). N= tamaño muestral. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*.

Variables	ED			EC			EO			EOS		
	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango
Ab	59	[2,77 - 7,03]	4,62 ± 0,11	24	[2,36 - 4,70]	3,62 ± 0,11	42	[2,29 - 4,30]	3,32 ± 0,08	25	[2,10 - 3,64]	3,12 ± 0,08
Ab2	59	[3,62 - 8,27]	5,67 ± 0,14	24	[2,84 - 4,54]	3,53 ± 0,09	42	[2,88 - 4,66]	3,60 ± 0,06	25	[2,31 - 3,89]	3,06 ± 0,08
Al1	59	[2,53 - 5,05]	3,57 ± 0,07	24	[1,85 - 3,44]	2,68 ± 0,10	42	[1,38 - 2,55]	1,85 ± 0,04	25	[1,41 - 2,45]	1,85 ± 0,06
Al2	59	[2,83 - 5,52]	4,13 ± 0,09	24	[1,75 - 3,59]	2,94 ± 0,09	42	[1,54 - 2,88]	2,17 ± 0,05	25	[1,30 - 2,56]	1,92 ± 0,07
Al3	59	[2,78 - 5,70]	4,24 ± 0,08	23	[2,49 - 4,03]	3,04 ± 0,07	42	[1,61 - 2,98]	2,14 ± 0,05	25	[1,33 - 2,84]	1,97 ± 0,08
Al4	59	[2,62 - 6,07]	3,92 ± 0,09	24	[2,32 - 3,72]	2,94 ± 0,08	42	[1,55 - 2,87]	2,09 ± 0,05	25	[1,47 - 2,88]	1,92 ± 0,08
Al5	59	[2,43 - 4,77]	3,71 ± 0,07	24	[2,06 - 3,75]	2,76 ± 0,09	42	[1,41 - 2,47]	1,90 ± 0,04	25	[1,34 - 2,47]	1,79 ± 0,06
Ase1	58	[1,02 - 4,07]	2,24 ± 0,10	24	[0,52 - 2,39]	1,39 ± 0,10	42	[0,49 - 1,40]	0,99 ± 0,03	25	[0,48 - 1,50]	0,95 ± 0,06
Ase2	59	[0,96 - 3,38]	2,02 ± 0,07	24	[0,67 - 3,30]	1,18 ± 0,12	42	[0,56 - 1,18]	0,86 ± 0,03	25	[0,51 - 1,13]	0,80 ± 0,03
Ase3	58	[0,87 - 2,18]	1,48 ± 0,04	24	[0,42 - 1,31]	0,75 ± 0,05	42	[0,32 - 0,85]	0,56 ± 0,02	25	[0,32 - 0,77]	0,54 ± 0,02
Ase4	59	[1,07 - 3,05]	2,02 ± 0,06	23	[0,48 - 1,84]	1,16 ± 0,07	42	[0,46 - 1,23]	0,88 ± 0,03	25	[0,50 - 1,18]	0,82 ± 0,04
Ase5	59	[0,83 - 4,12]	2,31 ± 0,11	24	[0,36 - 3,84]	1,38 ± 0,15	42	[0,48 - 1,73]	1,04 ± 0,05	25	[0,49 - 1,26]	0,87 ± 0,04
At	59	[12,81 - 24,98]	18,45 ± 0,29	24	[9,84 - 16,24]	12,91 ± 0,35	42	[7,49 - 12,87]	9,76 ± 0,22	25	[6,51 - 11,93]	9,12 ± 0,27
Le1	59	[4,60 - 12,71]	8,22 ± 0,29	24	[2,16 - 11,27]	5,55 ± 0,43	42	[2,92 - 12,81]	5,16 ± 0,28	25	[2,36 - 6,52]	4,60 ± 0,24
Le2	59	[3,54 - 13,62]	7,77 ± 0,31	24	[2,95 - 11,41]	5,88 ± 0,44	42	[3,01 - 13,07]	5,39 ± 0,30	25	[3,10 - 6,40]	4,78 ± 0,20
Le3	59	[3,69 - 13,32]	7,75 ± 0,29	24	[3,45 - 10,15]	5,88 ± 0,37	42	[2,97 - 13,53]	5,36 ± 0,30	25	[2,67 - 6,04]	4,60 ± 0,20
Le4	59	[4,65 - 13,22]	8,42 ± 0,30	23	[3,09 - 11,05]	5,70 ± 0,42	41	[2,61 - 12,10]	5,02 ± 0,28	25	[3,05 - 6,36]	4,53 ± 0,19
Le5	59	[3,36 - 13,35]	8,23 ± 0,30	24	[1,70 - 10,51]	5,24 ± 0,43	41	[2,45 - 11,35]	4,77 ± 0,25	25	[2,65 - 5,84]	4,12 ± 0,18
lgcoca	59	[0,94 - 1,85]	1,30 ± 0,03	24	[1,27 - 2,88]	1,87 ± 0,08	42	[1,24 - 2,64]	1,70 ± 0,04	25	[1,58 - 2,44]	1,96 ± 0,05
Li1	59	[1,91 - 5,41]	3,08 ± 0,09	24	[1,62 - 4,01]	2,78 ± 0,15	42	[1,91 - 4,80]	2,84 ± 0,09	25	[1,93 - 3,10]	2,48 ± 0,06
Li2	59	[2,74 - 6,64]	4,25 ± 0,11	24	[1,56 - 4,63]	2,89 ± 0,16	42	[1,89 - 5,46]	3,07 ± 0,11	25	[2,09 - 3,14]	2,62 ± 0,06
Li3	59	[2,16 - 6,58]	4,32 ± 0,11	24	[1,73 - 4,32]	2,97 ± 0,15	42	[1,96 - 6,00]	3,10 ± 0,11	25	[2,00 - 3,12]	2,62 ± 0,07
Li4	59	[1,73 - 4,74]	3,04 ± 0,10	23	[1,46 - 4,17]	2,80 ± 0,16	41	[2,09 - 4,57]	2,99 ± 0,10	25	[1,73 - 3,03]	2,47 ± 0,06
Li5	59	[0,96 - 3,38]	2,10 ± 0,08	24	[0,95 - 4,19]	2,31 ± 0,17	41	[1,02 - 4,47]	2,38 ± 0,11	25	[1,48 - 2,85]	2,09 ± 0,08
LI1	59	[2,35 - 5,10]	3,87 ± 0,08	24	[1,58 - 3,28]	2,43 ± 0,09	42	[1,10 - 2,45]	1,77 ± 0,05	25	[1,20 - 2,55]	1,94 ± 0,07
LI2	59	[1,91 - 4,23]	3,22 ± 0,07	24	[1,03 - 2,35]	1,64 ± 0,07	42	[0,46 - 1,87]	1,27 ± 0,04	25	[0,55 - 1,63]	0,98 ± 0,05
LI3	59	[2,19 - 4,71]	3,49 ± 0,07	23	[0,81 - 2,18]	1,67 ± 0,07	42	[0,57 - 1,82]	1,24 ± 0,04	25	[0,67 - 1,54]	1,08 ± 0,05
LI4	59	[2,12 - 4,59]	3,22 ± 0,07	23	[1,03 - 2,18]	1,57 ± 0,07	42	[0,64 - 1,79]	1,25 ± 0,04	25	[0,62 - 1,93]	1,02 ± 0,06
LI5	59	[2,22 - 4,93]	3,74 ± 0,08	23	[1,81 - 3,02]	2,27 ± 0,08	42	[1,07 - 2,25]	1,71 ± 0,05	25	[1,26 - 2,72]	1,84 ± 0,07

Tabla 7.4.28. Continuación.

Variables	ED			EC			EO			EOS		
	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango
Li1	59	[2,35 - 5,10]	3,87 ± 0,08	24	[1,58 - 3,28]	2,43 ± 0,09	42	[1,10 - 2,45]	1,77 ± 0,05	25	[1,20 - 2,55]	1,94 ± 0,07
Li2	59	[1,91 - 4,23]	3,22 ± 0,07	24	[1,03 - 2,35]	1,64 ± 0,07	42	[0,46 - 1,87]	1,27 ± 0,04	25	[0,55 - 1,63]	0,98 ± 0,05
Li3	59	[2,19 - 4,71]	3,49 ± 0,07	23	[0,81 - 2,18]	1,67 ± 0,07	42	[0,57 - 1,82]	1,24 ± 0,04	25	[0,67 - 1,54]	1,08 ± 0,05
Li4	59	[2,12 - 4,59]	3,22 ± 0,07	23	[1,03 - 2,18]	1,57 ± 0,07	42	[0,64 - 1,79]	1,25 ± 0,04	25	[0,62 - 1,93]	1,02 ± 0,06
Li5	59	[2,22 - 4,93]	3,74 ± 0,08	23	[1,81 - 3,02]	2,27 ± 0,08	42	[1,07 - 2,25]	1,71 ± 0,05	25	[1,26 - 2,72]	1,84 ± 0,07
Lre1	59	[0,64 - 4,19]	1,49 ± 0,09	24	[0,52 - 2,11]	1,06 ± 0,09	42	[0,41 - 1,73]	0,75 ± 0,04	24	[0,33 - 1,32]	0,67 ± 0,05
Lre2	59	[0,48 - 4,07]	1,50 ± 0,09	24	[0,59 - 1,91]	1,06 ± 0,07	42	[0,38 - 1,78]	0,75 ± 0,04	24	[0,35 - 1,29]	0,71 ± 0,05
Ls1	59	[5,54 - 10,64]	8,01 ± 0,15	24	[5,23 - 9,11]	7,17 ± 0,24	42	[4,66 - 10,59]	7,24 ± 0,17	25	[4,64 - 7,59]	6,22 ± 0,13
Ls2	59	[6,44 - 11,96]	9,07 ± 0,16	24	[5,32 - 9,27]	7,04 ± 0,25	42	[5,26 - 10,72]	7,44 ± 0,17	25	[4,84 - 7,82]	6,33 ± 0,13
Ls3	59	[6,55 - 11,79]	9,04 ± 0,16	24	[5,10 - 8,53]	6,58 ± 0,21	42	[5,47 - 10,34]	7,06 ± 0,17	25	[4,31 - 6,77]	5,92 ± 0,12
Ls4	59	[6,65 - 12,15]	9,07 ± 0,15	23	[5,10 - 8,38]	6,57 ± 0,22	42	[5,51 - 10,35]	6,99 ± 0,16	25	[4,27 - 7,32]	6,02 ± 0,13
Ls5	59	[6,59 - 12,65]	8,81 ± 0,15	24	[4,81 - 9,52]	7,06 ± 0,27	42	[5,16 - 10,52]	7,32 ± 0,16	25	[4,71 - 7,90]	6,35 ± 0,14
Lt1	59	[6,05 - 11,27]	8,36 ± 0,15	24	[5,20 - 9,10]	7,03 ± 0,24	42	[5,20 - 10,67]	7,31 ± 0,17	25	[4,86 - 7,65]	6,23 ± 0,13
Lt2	59	[6,34 - 11,74]	8,92 ± 0,16	24	[4,94 - 8,57]	6,70 ± 0,23	42	[5,17 - 10,39]	7,19 ± 0,17	25	[4,66 - 7,10]	6,07 ± 0,12
Lt3	59	[6,42 - 11,77]	8,83 ± 0,15	23	[4,86 - 8,31]	6,47 ± 0,23	42	[5,31 - 10,25]	6,97 ± 0,16	25	[4,39 - 7,15]	5,91 ± 0,13
Lt4	59	[6,45 - 12,45]	8,84 ± 0,16	24	[4,96 - 8,72]	6,68 ± 0,23	42	[5,62 - 10,31]	7,12 ± 0,16	25	[4,43 - 7,58]	6,12 ± 0,13
Lt5	59	[6,21 - 11,98]	8,45 ± 0,15	24	[4,90 - 9,72]	7,16 ± 0,27	42	[5,45 - 10,49]	7,25 ± 0,17	25	[4,59 - 7,75]	6,27 ± 0,14
Lte	59	[9,58 - 23,44]	16,75 ± 0,32	24	[6,55 - 14,11]	10,65 ± 0,52	42	[8,15 - 17,14]	11,40 ± 0,28	25	[7,90 - 12,25]	10,04 ± 0,23
Lx1	59	[1,14 - 6,35]	3,29 ± 0,16	24	[0,27 - 3,44]	1,78 ± 0,19	42	[0,45 - 4,87]	1,76 ± 0,13	25	[0,13 - 2,27]	1,24 ± 0,12
Lx2	59	[0,78 - 8,17]	3,76 ± 0,25	24	[0,15 - 3,48]	1,46 ± 0,18	42	[0,28 - 3,60]	1,40 ± 0,12	25	[0,15 - 2,31]	1,30 ± 0,10
Lx3	57	[0,20 - 3,04]	1,00 ± 0,08	24	[0,24 - 1,65]	0,67 ± 0,08	42	[0,11 - 1,04]	0,52 ± 0,04	25	[0,11 - 1,30]	0,58 ± 0,06
Lx4	59	[0,19 - 2,75]	0,95 ± 0,07	22	[0,19 - 2,50]	0,71 ± 0,11	42	[0,11 - 3,35]	0,66 ± 0,09	25	[0,16 - 1,42]	0,58 ± 0,07
Lx5	59	[0,79 - 8,36]	3,63 ± 0,27	23	[0,39 - 4,95]	1,79 ± 0,24	42	[0,43 - 2,33]	1,41 ± 0,07	25	[0,21 - 2,41]	1,12 ± 0,11
Lz1	58	[4,35 - 10,01]	6,91 ± 0,15	24	[2,50 - 5,41]	3,92 ± 0,17	42	[2,80 - 5,84]	4,51 ± 0,10	25	[2,56 - 4,15]	3,37 ± 0,09
Lz2	59	[4,32 - 9,62]	6,74 ± 0,14	24	[2,61 - 4,97]	3,79 ± 0,14	42	[2,88 - 5,59]	4,19 ± 0,09	25	[2,18 - 3,97]	3,10 ± 0,10
Lz3	59	[4,22 - 8,42]	6,41 ± 0,12	24	[2,49 - 4,66]	3,48 ± 0,13	42	[2,76 - 4,92]	3,86 ± 0,09	25	[1,75 - 3,54]	2,85 ± 0,10
Lz4	59	[4,20 - 9,19]	6,78 ± 0,14	23	[2,34 - 5,17]	3,74 ± 0,16	42	[2,67 - 5,96]	4,29 ± 0,11	25	[1,98 - 3,97]	3,12 ± 0,11
Lz5	59	[4,20 - 9,28]	6,95 ± 0,15	24	[1,87 - 5,29]	3,77 ± 0,18	42	[2,72 - 5,95]	4,45 ± 0,11	25	[2,28 - 4,43]	3,34 ± 0,10
medLre	59	[0,56 - 4,13]	1,50 ± 0,09	24	[0,60 - 1,93]	1,06 ± 0,08	42	[0,40 - 1,76]	0,75 ± 0,04	24	[0,35 - 1,30]	0,69 ± 0,05
proppine	59	[4,07 - 29,00]	9,12 ± 0,57	24	[4,54 - 18,06]	10,46 ± 0,81	42	[3,35 - 18,00]	6,68 ± 0,41	24	[3,08 - 11,91]	6,90 ± 0,52
tubo	59	[1,28 - 1,92]	1,60 ± 0,02	24	[0,86 - 2,05]	1,39 ± 0,05	42	[0,56 - 1,32]	0,91 ± 0,03	25	[0,55 - 1,26]	0,98 ± 0,03

Tabla 7.4.29. Contraste de las diferencias entre el tamaño de las flores hermafroditas y pistiladas para cada taxon. Resultados de la pruebas U de Mann-Whitney y t-Student. Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas. Táxones: ED= *E. decaisnei*; EC= *E. callithyrsum*; EO= *E. onosmifolium*; EOS= *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.).

Variables	Táxones	Prueba U de Mann-Whitney		Prueba T para la igualdad de medias		
		U	Sig.	t	gl	Sig.
<i>Lz5</i>	ED	,	,	3,86	267,00	<0,001
	EC	1295,00	0,098	,	,	,
	EO	,	,	3,14	152,00	0,002
	EOS	525,00	0,646	,	,	,
<i>Lt5</i>	ED	,	,	12,60	268,00	<0,001
	EC	251	<0,001	,	,	,
	EO	,	,	10,46	152,00	<0,001
	EOS	64	<0,001	,	,	,
<i>Ll5</i>	ED	,	,	6,70	118,13	<0,001
	EC	810,50	<0,001	,	,	,
	EO	,	,	3,00	152,00	0,003
	EOS	444,50	0,148	,	,	,
<i>Tubo</i>	ED	,	,	-4,45	268,00	<0,001
	EC	1291	0,094	,	,	,
	EO	,	,	-2,52	57,81	0,015
	EOS	543	0,811	,	,	,
<i>Lgroca</i>	ED	,	,	6,24	267,00	<0,001
	EC	555	<0,001	,	,	,
	EO	,	,	5,07	56,53	<0,001
	EOS	122	<0,001	,	,	,
<i>Li3</i>	ED	406,00	<0,001	,	,	,
	EC	,	,	11,77	268,00	<0,001
	EO	,	,	7,43	54,72	<0,001
	EOS	92,00	<0,001	,	,	,

Variables	Táxones	Prueba U de Mann-Whitney		Prueba T para la igualdad de medias		
		U	Sig.	t	gl	Sig.
<i>Li4</i>	ED	405,00	<0,001	,	,	,
	EC	,	,	7,84	268,00	<0,001
	EO	,	,	7,07	58,56	<0,001
	EOS	98,00	<0,001	,	,	,
<i>Li5</i>	ED	610,00	<0,001	,	,	,
	EC	,	,	5,38	267,00	<0,001
	EO	,	,	6,63	58,05	<0,001
	EOS	112,50	<0,001	,	,	,
<i>Le5</i>	ED	,	,	19,83	71,07	<0,001
	EC	85	<0,001	,	,	,
	EO	,	,	11,56	151,00	<0,001
	EOS	7	<0,001	,	,	,
<i>Lte</i>	ED	,	,	14,93	265,00	<0,001
	EC	149	<0,001	,	,	,
	EO	,	,	9,15	152,00	<0,001
	EOS	123	<0,001	,	,	,
<i>Medtre</i>	ED	5025	0,054	,	,	,
	EC	1337	0,206	,	,	,
	EO	,	,	-0,39	150,00	0,697
	EOS	528	0,880	,	,	,
<i>Propgine</i>	ED	3290	<0,001	,	,	,
	EC	629	<0,001	,	,	,
	EO	,	,	-3,52	53,22	0,001
	EOS	390	0,059	,	,	,

Tabla 7.4.30. Estudio biométrico de la hoja. Estadísticos descriptivos de las variables analizadas por táxones. Vars= variables; Tx= táxones (ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*); Sx= sexo de los individuos (H= hermafrodita; F= femenino; I= intermedio; Gm= ginomonóico). El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.). N= tamaño muestral.

Vars	Tx	Sx	ED			EC			EO			EOS		
			N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango	N	Media ± E.T.	Rango
<i>LH</i>	ED	H	94	138,33 ± 2,73	[70,82 - 190,02]	93	204,93 ± 4,31	[123,82 - 316,45]	33	93,63 ± 3,71	[61,48 - 160,93]	32	150,67 ± 4,50	[86,12 - 212,09]
		F	30	143,80 ± 5,38	[99,22 - 221,69]	12	210,26 ± 16,26	[107,12 - 300,14]	7	104,96 ± 10,84	[63,67 - 158,45]	14	140,37 ± 4,08	[118,69 - 160,63]
		I	4	127,28 ± 5,47	[118,64 - 142,31]				2	89,97 ± 38,62	[51,34 - 128,59]	6	159,52 ± 16,59	[122,73 - 219,80]
		Gm	2	108,00 ± 5,48	[102,53 - 113,48]							1		128,16
<i>AH</i>	ED	H	94	16,89 ± 0,50	[8,43 - 33,71]	93	43,63 ± 1,17	[23,74 - 72,04]	33	9,72 ± 0,63	[5,22 - 20,92]	32	24,55 ± 0,82	[14,16 - 33,90]
		F	30	16,81 ± 0,68	[9,77 - 28,32]	12	46,68 ± 3,68	[24,73 - 66,54]	7	12,12 ± 1,97	[7,01 - 21,92]	14	33,27 ± 1,50	[20,90 - 43,16]
		I	4	15,72 ± 1,51	[11,46 - 18,28]				2	8,97 ± 3,91	[5,06 - 12,88]	6	27,60 ± 2,14	[21,33 - 36,07]
		Gm	2	15,17 ± 2,70	[12,47 - 17,86]							1		27,18
<i>Linear</i>	ED	H	94	8,53 ± 0,17	[5,43 - 13,24]	93	4,84 ± 0,09	[3,36 - 8,00]	33	10,27 ± 0,41	[6,29 - 15,69]	32	6,28 ± 0,21	[3,61 - 9,27]
		F	30	8,80 ± 0,37	[5,61 - 14,14]	12	4,57 ± 0,22	[3,51 - 6,12]	7	9,20 ± 0,75	[7,06 - 11,96]	14	4,34 ± 0,25	[3,32 - 6,75]
		I	4	8,30 ± 0,76	[7,03 - 10,45]				2	10,07 ± 0,08	[9,98 - 10,15]	6	5,77 ± 0,36	[5,05 - 7,33]
		Gm	2	7,29 ± 0,93	[6,35 - 8,22]							1		4,72
<i>LPEC1</i>	ED	H	92	5,45 ± 0,60	[0,00 - 21,26]	93	16,12 ± 0,69	[0,00 - 45,14]	33	4,94 ± 0,50	[0,00 - 11,00]	30	12,53 ± 1,01	[0,00 - 24,08]
		F	30	5,07 ± 1,02	[0,00 - 20,00]	12	17,06 ± 3,08	[0,00 - 41,29]	7	4,84 ± 1,21	[1,39 - 9,77]	12	11,48 ± 1,18	[6,09 - 18,65]
		I	4	2,39 ± 1,42	[0,00 - 5,65]				2	6,14 ± 6,14	[0,00 - 12,27]	6	8,64 ± 1,24	[4,89 - 13,25]
		Gm	2	1,95 ± 1,95	[0,00 - 3,89]							1		10,88
<i>LPEC2</i>	ED	H	92	4,70 ± 0,58	[0,00 - 19,91]	93	16,74 ± 0,75	[0,00 - 44,61]	33	4,84 ± 0,43	[0,00 - 9,54]	31	13,34 ± 1,23	[0,00 - 34,58]
		F	30	5,21 ± 1,09	[0,00 - 21,67]	12	17,03 ± 3,78	[0,00 - 46,68]	7	5,32 ± 1,43	[2,48 - 13,55]	12	9,40 ± 1,26	[1,77 - 18,31]
		I	4	3,25 ± 1,90	[0,00 - 7,25]				2	5,94 ± 5,94	[0,00 - 11,87]	6	8,84 ± 1,37	[3,41 - 12,81]
		Gm	2	3,08 ± 3,08	[0,00 - 6,15]							1		9,23
<i>P1vsP2</i>	ED	H	94	3,31 ± 0,48	[0,00 - 19,91]	93	3,55 ± 0,29	[0,00 - 11,73]	33	1,27 ± 0,26	[0,00 - 5,28]	32	4,69 ± 0,81	[0,00 - 15,30]
		F	30	3,67 ± 0,97	[0,00 - 21,67]	12	3,91 ± 1,29	[0,00 - 17,22]	7	1,47 ± 0,54	[0,08 - 3,78]	14	2,12 ± 0,55	[0,00 - 5,64]
		I	4	0,86 ± 0,83	[0,00 - 3,36]				2	0,20 ± 0,20	[0,00 - 0,40]	6	2,40 ± 0,74	[0,03 - 4,93]
		Gm	2	1,13 ± 1,13	[0,00 - 2,26]							1		1,65
<i>Lrpec</i>	ED	H	62	24,34 ± 1,49	[8,48 - 60,23]	91	13,52 ± 0,58	[6,81 - 47,11]	31	20,55 ± 1,48	[10,50 - 41,43]	30	12,79 ± 0,78	[7,46 - 26,03]
		F	21	25,99 ± 2,91	[8,94 - 50,90]	11	14,05 ± 2,39	[6,36 - 34,85]	7	25,96 ± 4,74	[13,59 - 46,45]	12	15,28 ± 1,62	[8,64 - 26,13]
		I	2	22,01 ± 0,54	[21,47 - 22,56]				1		10,65	6	19,60 ± 2,68	[13,82 - 30,59]
		Gm	1		20,41							1		12,74

Tabla 7.4.31. Contraste de las diferencias entre los caracteres foliares de los individuos hermafroditas y pistilados para cada taxon. Resultados de la pruebas U de Mann- Whitney y t-Student. ED: *E. decaisnei*; EC: *E. callithyrsum*; EO: *E. onosmifolium*; EOS: *E. onosmifolium* ssp. *spectabile*. El significado de las abreviaturas de las variables puede consultarse en el texto (apartado 7.3.). Sig.: significación asintótica bilateral. En rojo se destacan las diferencias significativas.

Variables	Táxones	Prueba U de Mann-Whitney		Prueba T para la igualdad de medias		
		U	Sig.	t	gl	Sig.
LH	ED	,	,	-0,96	122,00	0,340
	EC	500	0,559	,	,	,
	EO	79	0,194	,	,	,
	EOS	159	0,121	,	,	,
Linear	ED	,	,	-0,71	122,00	0,477
	EC	467	0,359	,	,	,
	EO	86	0,294	,	,	,
	EOS	49	<0,001	,	,	,
Lrpec	ED	627	0,802	,	,	,
	EC	475	0,783	,	,	,
	EO	83	0,337	,	,	,
	EOS	125	0,126	,	,	,
P1vsP2	ED	1337	0,664	,	,	,
	EC	551	0,944	,	,	,
	EO	110	0,845	,	,	,
	EOS	149	0,073	,	,	,

Anexo VII

Tabla 8.4.1 . Protocolos de tinción de los once sistemas enzimáticos resueltos.

	ABREV.	CÓDIGO	GEL	CAPA	TRIS	MTT	NADP	NAD	PMS	MgCl ₂	OTROS PRODUCTOS	pH	T ^a
	EC				0.1 M					0.1M			
<i>Fosfogluconato deshidrogenasa</i>	6PGD	E.C.1.1.1.44	MC6.1.	1	50 ml	1 ml	0.5 ml	-	0.5 ml	-	60 mg ác. 6-fosfogluconico	8 (NaOH)	Estufa 36°C; 1-2 h
<i>Fosfatasa ácida</i>	ACP	E.C. 3.1.3.2.	MC6.5.	4 3	-	-	-	-	-	-	46 ml H ₂ Odd solución fosfatasa 0.5 M: 5 ml ?-naftil ác. Fosfato (1% p/v): 3 ml 40 mg fast-garnet GBC MgCl ₂ 10%: 1 ml	no ajustar pH	T ^a ambiente 1-2 h
<i>Diaforasa</i>	DDH	E.C.1.8.1.4	BL8.3	1, 2	50 ml	0.5 ml	-	-	-	-	(DPIP) (2mg/ml): 1, 5 ml 20mg NADH	8 (NaOH)	Estufa 36°C; 1-2 h
<i>Glutamato-oxaloacetato-transaminasa</i>	GOT	EC 2.6.1.1.	BL 8.3.	1,2,3,	-	-	-	-	-	-	10 mg piridoxal 200mg fast-blue BB 50 ml tampón got	8 (NaOH)	T ^a ambiente 1-2 h
<i>Isocítrico deshidrogenasa</i>	IDH	E.C.1.1.1.42	MC6.1.	1,2	50 ml	1 ml	0.5 ml		1 ml	3 ml	150 mg ác. isocítrico	8 (NaOH)	Estufa 36°C; 1-2 h
<i>Malato deshidrogenasa</i>	MDH	E.C.1.1.1.37	MC6.1.	3 4	35 ml	1 ml		1 ml	0.5 ml		L-malato 0.1 M: 20 ml	8.5 (NaOH)	T ^a ambiente 1-2 h
<i>Enzima málico</i>	ME	E.C.1.1.1.40	BL8.3.	2, 3, 4	50 ml	0.5 ml	0.5 ml	-	0.5 ml	4 ml	250 mg ác. L-málico	no ajustar el pH	T ^a ambiente 1-2 h
<i>Menadiona reductasa</i>	MNR	E.C.1.6.99.22	BL8.3.	3	50 ml	1 ml	-	-	-	-	30mg NADH 75mg menadiona	Tris pH7'5 (NaOH) pH final 7 (NaOH)	Estufa 36°C; 1-2 h
<i>Fosfoglucoisomerasa</i>	PGI	E.C.5.3.1.9.	BL8.3.	1	50 ml	1 ml	0.5 ml	-	0.5 ml	-	25mg F6P, 100 ?l G6PDH 8 (NaOH) Estufa 36°C; 1-2 h	8 (NaOH)	Estufa 36°C; 1-2 h
<i>Fosfoglucomutasa</i>	PGM	E.C.5.4.2.2.	HC5.7.	1	50 ml	1 ml	0.5 ml	-	0,5ml	3ml	150 mg GIP (ref.1259) 120 µl G6PDH	8 (NaOH)	Estufa 36°C; 1h
<i>Shikímico deshidrogenasa</i>	SKH	E.C. 1.1.1.25.	MC6.1.	4	50 ml	1 ml	0.5 ml	-	1ml	-	200 mg ác. shikímico	8,5 (NaOH)	Estufa 36°C; 1-2 h

Tabla 8.4.2. Frecuencias alélicas encontradas en las poblaciones naturales de los taxones estudiados. Los códigos de la poblaciones coinciden con los de la tabla 8.3.1.

Enzimas/ alelos	EDA	EDAG	EDAGU	EDAY	EDAZ	EDB	EDC	EDCA	EDHP	EDM	EDPA	EDSO	EDT	EDTE	EDTEM	EDPB	EDVV
PGI-1	25	13	21	13	9	16	15	12	20	23	9	16	12	15	0	19	15
A	0,880	0,833	0,739	0,765	0,531	0,553	0,550	0,588	0,474	0,559	0,550	0,688	0,656	0,553	0,000	0,737	0,579
B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,211	0,050	0,000	0,000	0,059	0,000	0,250	0,000	0,053	0,000	0,184	0,000
C	0,120	0,167	0,261	0,235	0,063	0,184	0,325	0,353	0,295	0,000	0,400	0,000	0,344	0,395	0,857	0,000	0,342
D	0,000	0,000	0,000	0,000	0,344	0,000	0,000	0,000	0,192	0,338	0,000	0,000	0,000	0,000	0,071	0,000	0,026
E	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,053	0,000	0,059	0,038	0,000	0,050	0,031	0,000	0,000	0,000	0,079	0,053
F	0,000	0,000	0,000	0,000	0,063	0,000	0,075	0,000	0,000	0,029	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
G	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,015	0,000	0,031	0,000	0,000	0,071	0,000	0,000
ACP-1	21	23	17	16	17	17	17	18	34	38	15	20	38	24	9	21	23
A	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,053	0,104	0,000	0,000	0,000
B	1,000	1,000	1,000	1,000	0,882	1,000	1,000	1,000	1,000	0,987	1,000	1,000	0,934	0,896	1,000	1,000	0,957
C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043
D	0,000	0,000	0,000	0,000	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,013	0,000	0,000	0,013	0,000	0,000	0,000	0,000
ME-1	10	25	14	25	17	23	120	100	11	33	2	16	16	19	5	19	100
A	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
E	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
G	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
GOT-1	24	22	23	1	10	15	22	12	11	25	100	100	25	3	120	23	20
A	0,000	0,000	0,087	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,091	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,100
B	1,000	1,000	0,870	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,909	1,000	0,000	0,000	1,000	1,000	0,000	0,870	0,850
C	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,050
D	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,130	0,000
PGM-1	23	11	17	0	12	18	0	18	21	24	0	0	18	7	6	19	23
A	0,152	0,000	0,000	0,000	0,042	0,000	0,000	0,000	0,000	0,125	0,000	0,000	0,000	0,214	0,000	0,632	0,304
B	0,326	0,000	0,000	0,000	0,042	0,222	0,000	0,500	0,429	0,542	0,000	0,000	0,528	0,786	0,083	0,368	0,630
C	0,457	0,318	0,176	0,000	0,917	0,778	0,000	0,500	0,571	0,333	0,000	0,000	0,472	0,000	0,917	0,000	0,065
D	0,065	0,682	0,824	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
PGM-2	22	15	17	100	12	17	120	11	20	24	100	100	13	7	2	17	20
A	0,091	0,133	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,136	0,000	0,042	0,000	0,000	0,000	0,143	0,000	0,000	0,050
B	0,864	0,867	1,000	0,000	1,000	0,971	0,000	0,727	0,975	0,938	0,000	0,000	0,962	0,571	1,000	0,824	0,850
C	0,045	0,000	0,000	0,000	0,000	0,029	0,000	0,136	0,025	0,021	0,000	0,000	0,038	0,286	0,000	0,176	0,100
PGM-3	23	18	17	100	100	4	120	100	25	21	100	100	4	100	5	21	23
A	0,000	0,472	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167	0,000	0,000	0,500	0,000	0,000	0,000	0,065
B	0,957	0,528	0,941	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	1,000	0,786	0,000	0,000	0,500	0,000	1,000	1,000	0,891
C	0,043	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,048	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043

Tabla 8.4.2. Continuación

	ECF	ECLA	ECLE	ECMO	ECT	ECUANT	ECUARI	ECUU	ECVAL	EAA	EAHV	EACA	EAR
PGI-1	12	17	4	10	17	53	7	0	5	21	43	16	5
A	0,286	0,360	0,250	0,500	0,440	0,688	0,225	0,000	0,563	0,955	0,767	0,842	1,000
B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,233	0,000	0,000
C	0,161	0,100	0,125	0,111	0,200	0,078	0,000	0,000	0,000	0,045	0,000	0,026	0,000
D	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
E	0,554	0,540	0,625	0,389	0,360	0,234	0,775	0,000	0,438	0,000	0,000	0,132	0,000
F	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
G	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
ACP-1	21	21	11	8	13	42	17	100	9	100	1	120	120
A	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
B	1,000	1,000	1,000	0,938	0,885	1,000	1,000	0,000	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000
C	0,000	0,000	0,000	0,063	0,077	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
D	0,000	0,000	0,000	0,000	0,038	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
ME-1	30	24	13	18	25	70	17	100	8	22	17	8	120
A	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
E	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
G	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
GOT-1	25	24	15	15	24	30	14	100	9	100	43	7	120
A	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
B	0,980	1,000	0,967	0,967	1,000	1,000	1,000	0,000	1,000	0,000	1,000	1,000	0,000
C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
D	0,020	0,000	0,033	0,033	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
PGM-1	13	13	11	14	8	18	17	0	0	0	1	0	0
A	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
B	0,154	0,000	0,000	0,000	0,375	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C	0,308	0,577	1,000	0,643	0,563	0,889	0,824	0,000	0,000	0,000	0,500	0,000	0,000
D	0,538	0,423	0,000	0,357	0,063	0,111	0,176	0,000	0,000	0,000	0,500	0,000	0,000
PGM-2	20	16	11	17	13	36	18	100	100	100	34	120	120
A	0,050	0,000	0,000	0,000	0,000	0,097	0,000	0,000	0,000	0,000	0,059	0,000	0,000
B	0,925	1,000	1,000	0,971	0,846	0,861	0,889	0,000	0,000	0,000	0,897	0,000	0,000
C	0,025	0,000	0,000	0,029	0,154	0,042	0,111	0,000	0,000	0,000	0,044	0,000	0,000
PGM-3	21	16	11	14	11	32	10	1	100	100	27	120	120
A	0,024	0,031	0,045	0,143	0,091	0,000	0,100	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000
B	0,976	0,938	0,955	0,857	0,909	1,000	0,900	1,000	0,000	0,000	0,926	0,000	0,000
C	0,000	0,031	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,056	0,000	0,000

Tabla 8.4.2. Continuación

Enzimas/ alelos	EOA	EOAP	EOCH	EOCG	EOIJ	EOLJ	EORIN	EOTA	EOTI	EOSC	EOSCJ	EOSG	EOSP
PGI-1	20	9	11	13	9	6	17	11	11	4	3	10	19
A	0,500	0,556	0,818	0,767	0,536	1,000	0,750	0,318	0,526	0,583	0,833	0,500	0,646
B	0,500	0,444	0,091	0,000	0,000	0,000	0,000	0,045	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C	0,000	0,000	0,091	0,200	0,464	0,000	0,175	0,250	0,342	0,417	0,167	0,088	0,208
D	0,000	0,000	0,000	0,033	0,000	0,000	0,025	0,295	0,132	0,000	0,000	0,000	0,000
E	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,050	0,091	0,000	0,000	0,000	0,412	0,146
F	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
G	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
ACP-1	21	11	5	7	16	6	10	16	21	6	4	13	26
A	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
B	1,000	1,000	1,000	0,929	1,000	1,000	0,900	0,938	0,929	1,000	1,000	1,000	1,000
C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,100	0,000	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000
D	0,000	0,000	0,000	0,071	0,000	0,000	0,000	0,063	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
ME-1	23	13	100	18	19	7	17	25	17	100	3	19	37
A	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
E	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
G	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
GOT-1	17	18	7	12	11	7	15	25	15	3	1	13	14
A	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
B	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
D	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
PGM-1	10	4	0	2	0	1	7	10	0	0	0	3	6
A	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,071	0,050	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,071	0,300	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
C	0,400	1,000	0,000	1,000	0,000	0,500	0,357	0,600	0,000	0,000	0,000	0,333	0,000
D	0,600	0,000	0,000	0,000	0,000	0,500	0,500	0,050	0,000	0,000	0,000	0,667	1,000
PGM-2	18	14	100	100	100	4	13	24	100	100	100	11	10
A	0,167	0,000	0,000	0,000	0,000	0,500	0,462	0,125	0,000	0,000	0,000	0,773	0,900
B	0,833	0,964	0,000	0,000	0,000	0,500	0,462	0,875	0,000	0,000	0,000	0,227	0,100
C	0,000	0,036	0,000	0,000	0,000	0,000	0,077	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
PGM-3	13	12	100	3	100	3	11	4	100	100	100	2	6
A	0,115	0,167	0,000	0,500	0,000	0,000	0,045	0,125	0,000	0,000	0,000	0,500	0,000
B	0,885	0,750	0,000	0,500	0,000	0,667	0,955	0,875	0,000	0,000	0,000	0,500	1,000
C	0,000	0,083	0,000	0,000	0,000	0,333	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

Figura 8.4.7. Correlaciones entre la diversidad de heteromorfismos sexuales (*Divsx*) y heterocromía floral (*Divcol*), y los indicadores de diversidad genética (*T*= riqueza alélica; *Al*= número medio de alelos por locus; *P*= proporción de loci polimórficos; *Ho*= heterocigosidad observada; *He*= heterocigosidad esperada), el índice de fijación (*F_s*) y la tasa de alogamia (*t*), en las poblaciones naturales de *E. decaisnei* (ED), *E. callithyrsum* (EC) y *E. onosmifolium* (EO). *r*= coeficiente de correlación bivariada de Pearson. Sig. = significación bilateral. N= tamaño muestral.

Variables	Estadísticos	ED	EC		EO	
		<i>Divsx</i>	<i>Divsx</i>	<i>Divcol</i>	<i>Divsx</i>	<i>Divcol</i>
<i>T</i>	<i>r</i>	0,229	0,073	0,581	0,788	-0,395
	<i>Sig.</i>	0,663	0,907	0,304	0,212	0,605
	<i>N</i>	6	5	5	4	4
<i>Al</i>	<i>r</i>	-0,123	0,027	0,439	0,718	-0,490
	<i>Sig.</i>	0,817	0,966	0,459	0,282	0,510
	<i>N</i>	6	5	5	4	4
<i>P</i>	<i>r</i>	-0,092	-0,434	0,948	0,891	0,271
	<i>Sig.</i>	0,863	0,465	0,014	0,109	0,729
	<i>N</i>	6	5	5	4	4
<i>Ho</i>	<i>r</i>	-0,548	-0,694	0,967	0,501	-0,508
	<i>Sig.</i>	0,260	0,194	0,007	0,499	0,492
	<i>N</i>	6	5	5	4	4
<i>He</i>	<i>r</i>	0,235	-0,453	0,827	0,957	-0,033
	<i>Sig.</i>	0,653	0,444	0,084	0,043	0,967
	<i>N</i>	6	5	5	4	4
<i>F_s</i>	<i>r</i>	0,475	0,072	0,001	0,387	0,495
	<i>Sig.</i>	0,341	0,909	0,998	0,613	0,505
	<i>N</i>	6	5	5	4	4
<i>t</i>	<i>r</i>	-0,447	-0,088	0,034	-0,346	-0,470
	<i>Sig.</i>	0,374	0,888	0,957	0,654	0,530
	<i>N</i>	6	5	5	4	4